# PLACOCHELYS PLACODONTA

## AUS DER

# OBERTRIAS DES BAKONY

VON

DR. OTTO JAEKEL,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT GREIFSWALD.

MIT ZEHN TAFELN UND FÜNFZIG FIGUREN IM TEXT.

SEPARATABDRUCK AUS DEM WERKE «RESULTATE DER WISSENSCHAFTL. ERFORSCHUNG DES BALATONSEES» I. BAND. I. TEIL. PAL. ANHANG.

BUDAPEST
DRUCK DER K. UND K. HOFBUCHDRUCKEREI VICTOR HORNYÁNSZKY.
1907.

# PLACOCHELYS PLACODONTA
## AUS DER
# OBERTRIAS DES BAKONY

VON

DR. OTTO JAEKEL,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT GREIFSWALD.

MIT ZEHN TAFELN UND FÜNFZIG FIGUREN IM TEXT.

SEPARATABDRUCK AUS DEM WERKE «RESULTATE DER WISSENSCHAFTL. ERFORSCHUNG DES BALATONSEES» I. BAND. I. TEIL. PAL. ANHANG.

BUDAPEST
DRUCK DER K. UND K. HOFBUCHDRUCKEREI VICTOR HORNYÁNSZKY.
1907.

*Seinem hochverehrten Freunde*

*Herrn Professor Dr. Ludwig von Lóczy*

*dem Begründer der Forschungen am Balaton*

*dankbar gewidmet*

*vom Verfasser.*



# EINLEITUNG.

SEIT der ersten Beschreibung einzelner Placodontenzähne durch den Grafen MÜNSTER[1] und ihrer Deutung als Fischzähne durch L. AGASSIZ[2] sind mehr als 70 Jahre vergangen. Innerhalb dieser langen Zeit ist zwar eine Anzahl Schädel gefunden worden, die die Kennzeichen der Gattungen *Placodus* und *Cyamodus* klärten und R. OWEN,[3] H. v. MEYER[4] und anderen ihre Zuteilung zu den Reptilien ermöglichten, aber die allgemeine Organisation der *Placodonten* blieb trotzdem ein Rätsel. Die Lösung desselben bereitete um so mehr Schwierigkeiten, als die allein bekannt gewordenen Teile des Schädels sehr fremdartige Verhältnisse zeigten und keinen Anschluss an andere Reptiltypen zu zeigen schienen.

Erst die Auffindung der *Anomodontier* schien Verwandte der *Placodontier* ans Licht gefördert zu haben, obwohl eine Verwandtschaft beider mangels genauerer Kenntnis ihres Schädelbaues nur auf dessen äusserliche Ähnlichkeit — die kurze, gedrungene Form und die Zahnarmut — ihrer Schädel gegründet werden konnte.[5]

Immerhin glaubte man damit von der Unsicherheit vorläufig befreit zu sein, und reihte die *Placodonten* nun während der letzten zwanzig Jahre zumeist den *Anomodontier* an. Immerhin musste schon die absolute Unkenntnis des sonstigen Skeletbaues der *Placodonten* und ihr ausschliessliches Vorkommen in marinen Ablagerungen Bedenken gegen diese Stellung im System der Reptilien rechtfertigen.

---

[1] Graf MÜNSTER: Fossile Fischzähne von Bayreuth 1830; Beiträge zur Petrefactenkunde. Heft 4. 1843. Pag. 123.

[2] L. AGASSIZ: Poissons fossiles II. (I. 16. II. 217.) 1833.

[3] R. OWEN: Description of the Skull and teeth of the Placodus laticeps OWEN, with indications of the new Species of Placodus and evidence of the Saurian nature of that genus; Phil. Transact. London, 1857.

[4] H. v. MEYER: Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias; Palaeontographica. Band XI, Heft 4.

[5] H. G. SEELEY: On the Anomodont Reptilia and their allies; Proceed. Roy. Soc. Vol. XXXIV. Pag. 831. London, 1888.

Man wird mir bei dieser Sachlage meine Freude nachempfinden, als mir Herr Prof. DESIDERIUS LACZKÓ, aus dessen Sammlungen in der Trias von Veszprém in Ungarn mir bereits früher einiges Material durch meinen Freund Prof. L. v. LÓCZY zugegangen war, die nachstehende Abbildung auf einer Ansichtspostkarte zugehen liess.

Die Querschnitte durch die beiden Schädelhälften liessen die Placodontenzähne sofort erkennen und damit über die Zugehörigkeit des Fundes zu den *Placodonten* nicht im Zweifel. Ebenso deutlich lag aber über diesen Schädelhälften ein Panzer aus knöchernen Buckeln, und da Prof. LACZKÓ angab, dass sich ausserdem auch andere Skelettheile anscheinend zusammengehörig im Gestein dabei befanden, so schien endlich das Dunkel über des Organisation der Placodonten einer Klärung entgegenzugehen.



Fig. 1. Die erste Abbildung des Fundes von Prof. DES. LACZKÓ.

Herr Prof. v. LÓCZY in Budapest bereitete mir die grosse Freude, mir den ganzen Fund zur Untersuchung überweisen zu lassen, und Herr A. v. SEMSEY in Budapest hat die grosse Güte gehabt, weitere energische Nachgrabungen an der Fundstelle zu ermöglichen, so dass auch dadurch der Fund noch um einen zweiten Schädel und sonstige Skeletreste anderer Individuen vervollständigt wurde.

Das gesamte Material besteht nunmehr aus folgenden Teilen:

1. Mit einem vollständigen Schädel im Zusammenhang fanden sich:
   *a)* Stücke eines Panzers, die etwa ein Drittel desselben repräsentieren mögen;
   *b)* etwa 8 Wirbel, die verschiedenen Regionen, vornehmlich aber dem Hals angehören;
   *c)* verschiedene Rippen, zum Teil in situ an den Wirbeln und unter dem Rückenpanzer;
   *d)* verschiedene Teile des Schulter- und Beckenskeletes;
   *e)* die beiden Humeri, die Femora, mehrere Mittelfussknochen und ein Fussglied;
   *f)* eine Anzahl isolierter Bauchrippen und verwachsene Stücke eines festen Bauchpanzers.
2. Ein zusammengedrückter Schädel, dessen Gaumenseite bis auf die Praemaxillen erhalten ist.
3. Verschiedene einzelne Zähne, ein Coracoid und einige Fragmente anderer Skeletteile.

Alle diese Reste fanden sich in dem Veszprémer Mergel J. BÖCKH's, der dem unteren Keuper angehört, und zwar am Jeruzsálemhegy bei Veszprém am Balatonsee.[1] Diese den Raibler Schichten entsprechende Schicht ist ein marines Sediment, das in der Nähe der Küste offenbar im flachen Wasser abgelagert ist. Ueber die sonst darin gefundenen Wirbeltierreste habe ich früher berichtet.[2] Das Material ist von DESIDERIUS LACZKÓ aus Veszprém dem kgl. ungarischen geologischen Institute in Budapest überwiesen worden. Es befindet sich daselbst mit Ausnahme des unter 2. aufgeführten Schädels, der durch Tausch in den Besitz des Berliner Museums für Naturkunde überging. Den Fachgenossen, die nicht in der Lage sind, das Hauptstück im Original kennen zu lernen, ist damit in dankenswerter Weise die Möglichkeit geboten, auch in Berlin einen Vertreter dieses interessanten Tiertypus studieren und mit anderen Materialien vergleichen zu können.

Die Hoffnung, mit diesen Resten die Organisation der Placodonten einigermassen klarzustellen, hat sich im ganzen erfüllt, aber leicht war dieses Ergebnis nicht zu erringen. Der Schädel, dessen Querschnitte in vorstehender Karte abgebildet waren, sass mit beiden Hälften fest in einem sehr harten Kalkstein eingeschlossen, und auch die übrigen Skeletteile dieses Tieres waren in das harte Gestein eingebettet, das mir in einzelnen Bruchstücken zugegangen war und nur hier und da auf den Bruchflächen die Querschnitte von Knochen- und Panzerteilen erkennen liess. Da diese Knochenteile sehr mürbe und zerbrechlich sind und meist nahe bei einander lagen, so war ihre Isolierung durch allmähliche Absplitterung des Gesteins eine so schwierige Praeparationsarbeit, dass ich sie trotz mühevoller Hülfe unserer Praeparatoren grössenteils selbst vornehmen musste. Die Freilegung der Buckel am Hinterrande des Schädels, die Ausmeisselung der Gaumenfläche, der Unterkieferäste und der hohlen Hinterwand des Schädels stellten an die Aufmerksamkeit und Geduld sehr hohe Anforderungen. Die den Panzer zusammensetzenden Buckel erwiesen sich als so mürbe, dass ein Herausmeisseln des harten Gesteins zwischen ihren vortretenden Hökern ohne eine Verletzung der meisten nicht möglich gewesen wäre. Ich zog es daher vor, in diesem Falle die mürbe Knochensubstanz mit Meissel, Bohrmaschine und Nadeln zu entfernen und auf diese Weise das Negativ der Oberseite im harten Kalkstein freizulegen. So entstanden die auf

---

[1] MOJSISOVICH ED. v.: Beiträge zur Kenntniss d. Cephalopodenfauna d. oenischen Gruppe; Jahr. d. k. k. Geol. R.-Anst. 1870, p. 102. — BOCKH J.: Die geol. Verhältnisse des südl. Bakony; Mitteil. aus dem Jahrb. d. k. ung. geol. Anstalt, Bd. III. 1873.

[2] JAEKEL O.: Wirbelthierreste aus dem Trias des Bakony; Palaeont. Anhang zu dem 1. Teil des I. Bandes, 1902.

Tafel IX abgebildeten Ausgüsse der grösseren Panzerstücke. Kleinere wurden in ihrer Substanz erhalten, um deren Form und Struktur auch anderen zur Untersuchung zu bewahren, soweit sie nicht zu einer solchen bereits Verwendung fanden. Alle übrigen Teile wurden körperlich freigelegt und namentlich die beiden Schädelhälften so unverletzt blossgelegt und wieder zusammengefügt, dass sie jetzt ein vollständiges Bild des Schädels gewähren.

Mit dieser Praeparation hoffe ich den Dank abzustatten für das Vertrauen, das mir seitens meiner Freunde in Ungarn durch Ueberlassung des wertvollen Materiales erwiesen wurde und zugleich auch die Verzögerung des Abschlusses meiner Arbeit zu motivieren. Die Veröffentlichung dieser Ergebnisse in der vorliegenden Form wäre indessen unmöglich gewesen, wenn nicht die oft bewährte Güte des Herrn A. v. Semsey in Budapest auch hier wieder ausgeholfen hätte. Dafür möchte ich auch meinerseits nicht unterlassen, ihm den herzlichsten Dank auszusprechen. Seine Liberalität ermöglichte mir die lithographische Ausführung der Tafeln in die bewährte Hand des Herrn Vincent Uwira in Berlin zu legen, der der Genauigkeit der Darstellung und ihrer künstlerischen Ausführung in gleich vollendeter Weise Rechnung getragen hat. Die Herstellung der Textfiguren habe ich selbst übernommen, da es sich wesentlich um Rekonstructionen handelte, und ich diese am ehesten in der Lage war, im Sinne meiner morphologischen Auffassung durchzuführen.

# DIE OBERSEITE DES SCHÄDELS.

Der Umriss des Schädels, der in seiner Oberansicht am klarsten zum Ausdruck kommt, ist herzförmig, das vordere Ende allerdings zu einer schmalen Spitze verlängert. In seiner Oberseite fallen zunächst die drei Paare von Schädelöffnungen auf: die hinter der schmalen Spitze gelegenen kleinen Nasenlöcher, die nahe dahinter folgenden runden Augenhöhlen und die länglichen, mit ihrer Axe schräg divergierenden Schläfengruben. Die Neigung dieser Öffnungen zur Symmetriefläche des Schädels ist aus Taf. I, Fig 2 zu ersehen, während die übrigen hier zunächst zu besprechenden Verhältnisse aus Taf. I, Fig. 1 zu entnehmen sind.

Das verschmälerte Vorderende des Schädels wird ausschliesslich durch die Praemaxillaria (*Intermaxillaria*) *Pm* gebildet, die oben ohne Naht verwachsen erscheinen, dahinter aber in dem hier abgebildeten Teil deutlich durch eine mediane Nahtfurche getrennt werden. Median enden sie am Vorderrand der Nasenlöcher, seitlich greifen sie ziemlich weit hinter diese herum und werden neben denselben aussen begleitet von den Maxillen (Mx). Letzteres ist besser aus Fig. 2 der I. Taf. zu ersehen.

Hinter ihnen folgen median die Nasalia (N), die durch den geringen gegenseitigen Abstand der Nasenlöcher in ihrer Grössenentwickelung behindert sind und deshalb nur schmale Stücke bilden, die rückwärts bis hinter den Vorderrand der Augenhöhlen ausgedehnt sind.

Seitwärts von der Nasalia folgen auf der schmalen Brücke zwischen den Nasen- und Augenhöhlen die kleinen Lacrymalia (L) und Praefrontalia (Prf). Es ist hier nicht der Ort, auf die eingebürgerte Bezeichnung dieser Stücke näher einzugehen. Ich möchte nur betonen, dass meines Erachtens die sogenannten Praefrontalia der niederen *Tetrapoden* den Lacrymalia der Säugetiere gleich zu setzen und die sogenannten Lacrymalia neu und vielleicht zweckmässig als «Postnasalia» zu bezeichnen sind, entsprechend den Postfrontalia in der postorbitalen Schädelbrücke.

Aussen schliessen sich an vorgenannte Stücke und die Praemaxillen die Maxillaria (Mx. oder M.), die hier bei den *Placodonten* relativ kurz sind, und wie wir aus Taf. I, Fig. 2 ersehen, drei Backzähne tragen, über denen sich eine Reihe kleiner Gefässlöcher zeigt.

Hinten und oben grenzen an die Maxillen — zugleich den Seitenrand der Augenhöhle bildend — die Jugalia, (Jochbeine, *Malaria*), die relativ kurze Spangen bilden. Dieselben nehmen an der Bildung des einfachen Jochbogens

starken Anteil (vergl. auch Textfigur 2 von Cyamodus), und erstrecken sich mit einem medianen Fortsatz auch ein Stück weit über den Oberrand der später zu besprechenden Transversa.

Über den Jugalia folgen, den Hinterrand der «Augenbrücke» bildend, die Postorbitalia (Po), die noch an der Bildung des Jochbogens bedeutenden Anteil nehmen, und über ihnen die relativ kleinen Postfrontalia (Ptf), die eine dreieckige Form haben und mit der konkaven Basis dieses Dreiecks den Rand der Augenhöhle bilden helfen. Zwischen den genannten liegen die Frontalia (F), die zwar die ganze mediane Brücke zwischen den beiden Augenhöhlen einnehmen, aber bei der geringen Grösse dieser interorbitalen Brücke auch wenig Raum zur Entfaltung finden und schmale längliche Stücke bilden.

Die Parietalia (P) sind wesentlich grösser als die Frontalia. Sie bilden die ganze «intertemporale» Schädelbrücke und dehnen sich rückwärts noch jederseits ein Stück weiter auf den hinteren Schläfenbogen aus. In ihrem vorderen Teil umschliessen sie bei Placochelys ein ziemlich kleines Scheitelloch («Epidyse» Jkl). Dasselbe ist bei Cyamodus Tarnowitzensis ganz wesentlich grösser. Der Querbruch, der die beiden mir zugegangenen Hälften des Schädels trennte, ging gerade durch den Epiphysengang, so dass dessen Einmündung in die Gehirnkapsel seinerzeit konstatiert werden konnte. Den Hinterrand der Schläfengruben bildes das Squamosum (Sq), das am Hinterrand mit konischen Knochenbuckeln besetzt ist. Im Jochbogen grenzt es vorn an das Jugale und das Post orbitale.

## DIE GAUMENFLÄCHE DES SCHÄDELS.

Die Gaumenfläche des Reptilienschädels zeigt im Gegensatz zu derjenigen der Stegocephalen, Amphibien und Säugetiere sehr verschiedene Ausbildungsformen bei den einzelnen Ordnungen, und ist deshalb in morphogenetischer und systematischer Hinsicht von grosser Bedeutung. Da diejenige der *Placodonten* noch durchaus unsicher war, so habe ich zur Ergänzung der Befunde bei unserer *Placochelys* (Taf. III, Fig. 1) auch eine Gaumenfläche von *Placodus* präpariert und Taf. IV abgebildet. Dieses Exemplar befindet sich im Königl. Museum in Dresden und ist mir von dem Direktor der mineralogisch-geologischen Sammlung Herrn Prof. Kalkowsky in dankenswerter Weise zur Bearbeitung anvertraut worden. Da mir ausserdem auch von Herrn Prof. Frech in Breslau das Original-Exemplar des *Cyamodus Tarnowitzensis* Gü. zur Praeparation übergeben worden war, so konnte ich mich damit auch über andere Placodonten informieren. In der Textfigur 2 habe ich zum Vergleich mit *Placodus* und *Placochelys* die Gaumenfläche von Cyamodus skizziert. In der nachstehenden Beschreibung des Gaumens von *Placochelys* werde ich daher zugleich auch die der anderen Placodonten berücksichtigen.

Der vorderste Teil der Gaumenfläche wird durch die paarigen Praemaxillen gebildet, die bei *Placodus* und *Cyamodus* je 2—3 Schneidezähne tragen und bis zur Schnauzenspitze getrennt sind. Bei diesen beiden Gattungen sind sie überdies relativ breit, und auch von dem maxillaren Schnauzenteil durch eine seitliche Einbuchtung getrennt. Bei *Placochelys* sind die Praemaxillen zahnlos, selbst jede Spur von Alveolen ist wenigstens in dem vordersten Teil derselben verwischt. In diesem Teil sind ihre beiderseitigen Hälften auch so fest mit

einander verwachsen, dass die Längsnaht hier verschwindet. Ihre Seiten verjüngen sich von ihrem Ansatz an den Maxillen schwach konvex nach vorn, ihre vordere Spitze, die abgebrochen und von dem Lithographen vergessen war, ist auf Taf. II, Fig. 1, durch eine Umrisslinie noch angedeutet und wie diese zeigt, ziemlich kurz abgestutzt. Auch die Rekonstruction des ganzen Thieres Taf. X lässt diesen vordersten Teil des Schädels erkennen.

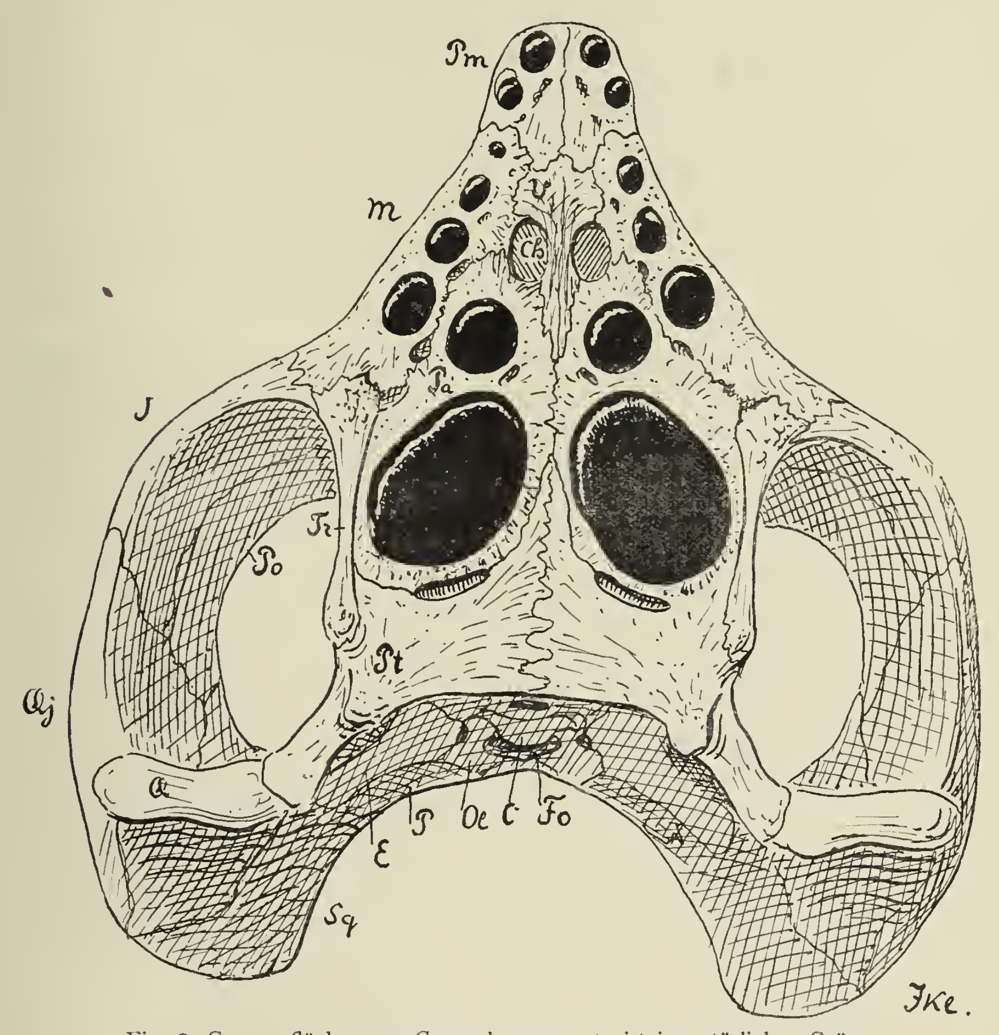



Fig. 2. Gaumenfläche von *Cyamodus* reconstruirt in natürlicher Grösse.
*Pm* Praemaxillen, *v* Praevomer (vomer aut.), *m* Maxillen, *Ch* Choanen, *Pa* Palatina, *S* Jugale, *Tr* Transversum, *Po* Portorbitale, *Pt* Pterygoidea, *Q* Quadratum, *Qj* Quadrato jugale, *Fo* Foramen magnum, *C* Condylus, *Ol* Occipitalia lateralia oder Exoccipitalia, *P* Parietalia, *E* Epiotica, *Sq* Squamosa.

Besonders bemerkenswert ist, dass die knöcherne Struktur dieser Spitze ebenso wie die des Unterkiefers schwammig porös ist und nicht die glatte Oberfläche der sonstigen Knochen zeigt, sondern so rauh ist wie Knochenflächen, die zum Ansatz anderer Skeletteile dienten, oder wie die Kiefer von Schildkröten, Dicynodonten, Vögeln und Monotremen, die mit einem Hornschnabel bedeckt sind. Für die Existenz eines solchen Hornschnabels im Bereich der P r a e m a x i l l e n

von Placochelys spricht auch die Zahnlosigkeit. Wären die *Placodonten* Landtiere und Grasfresser, so würde ihre Zahnlosigkeit wie bei Huftieren auch mit der Existenz weicher rüsselartiger Lippen vereinbar sein. Da die *Placodonten* aber unzweifelhaft am Meeresboden von Muscheln lebten, so hätten ihnen weiche Lippen wenig nützen können. Die Schnauzenspitze war aber bei ihrer Lebensweise sehr wichtig zum Abstossen der Muscheln von ihrer Unterlage, denn da ihr sonstiges Gebiss ein reines Kaugebiss war, so kam es zum Erfassen der Nahrung nicht in Betracht. Dazu konnte nur die Schnauzenspitze dienen, und dieser Funktion entspricht auch die Entwicklung, die dieser Schnauzenteil innerhalb der Familie genommen hat. Bei *Placodus* finden sich noch Schneide- und Raffzähne, die ziemlich genau denen der Säugetiere entsprechen. Bei *Cyamodus* sind diese Zähne schon sehr stark in Rückbildung; es sind hier nur noch kleine Hökerzähne ohne ausgeprägte Form und mit unsicherer Stellung. Hierin prägt sich der Funktionswechsel aus, der zu *Placochelys* überleitet, bei dem die Schnauze im Ganzen als Schaufel und Meissel ausgebildet ist, und damit der gleichen Funktion in viel einfacherer Weise diente.

Dass dabei eine nachgiebige elastische Bedeckung dieses knöchernen Meissels vorteilhaft sein mochte, ist leicht einzusehen, da dadurch im Falle schärferen Widerstandes ein Abbrechen der knöchernen Spitze vermieden wurde. Auch bei den *Pterodactylen* beginnt die Bildung horniger Scheiden, die bei dem jüngsten Repräsentanten dieser Ordnung allem Anschein nach den ganzen Kiefer bedeckte, im oberen Jura mit einer Zahnlosigkeit und wohl auch einem Hornbelag der vordersten Schnauzenspitze.

Hinter den Praemaxillen liegt als verschmolzenes Knochenstück das Gebilde, welches gewöhnlich als Vomer bezeichnet worden ist. Hinsichtlich seiner Beurteilung kann ich mich dem Urteil von BROWN anschliessen, dass es nicht dem Vomer der Säugetiere gleichzusetzen ist, und deshalb eine neue Benennung verdient. Als solche hat BROWN die Bezeichnung Praevomera bzw. Praevomer vorgeschlagen, die ich dafür annehmen möchte. Dieser Praevomer, der bei *Stegocephalen* und auch bei Nothosauriern paarig ist, besteht hier aus einem rhomboidischen Stück, (Taf. IV.) das mit seiner vorderen Spitze an die Symphyse der Praemaxillen anstösst, mit seinen vorderen Seitenrändern den Innenrand der Maxillen, mit seinen hinteren Rändern aussen die Palatina, innen die Choanen berührt. Zwischen den letzteren setzt sich ein schwach verknöcherter Fortsatz in die eigentliche Schädelbasis fort, die von den Palatina verdeckt wird, (vergl. auch Textfigur.)

Die Maxillen (Mx) bilden den eigentlichen Kieferrand. Derselbe ist bezahnt bei *Placodus* mit 5—4, bei *Cyamodus* mit vier, bei *Placochelys* mit drei Zähnen. Bei *Placodus quinimolaris* BRAUN sind die fünf Zähne einander ungefähr gleich; bei dem Taf. IV abgebildeten *Placodus hypsiceps* ist auf der rechten Seite noch ein kleiner Zahn vorn erhalten, während auf der linken Seite nur mehr vier Zähne vorhanden sind. Da diese vier den gleich grossen der anderen Seite entsprechen, so beginnt die Reduktion des fünften also beiderseits vorn, d. h. der erste Backzahn verschwindet. Bei Cyamodus sind normal beiderseits nur vier Backzähne vorhanden. Die Reduktion der vorderen Zähne setzt sich bei Placochelys darin fort, dass der vorderste Zahn also innerhalb der Familie Nr. 3 nur noch ganz klein ist, Nr. 4 nur wenig grösser, Nr. 5 der letzte etwa 7—8-mal so gross als der vorderste und etwa 5-mal so gross als der mittlere ist. Da der letzte

relativ viel grösser ist als bei *Placodus*, so führt also bei *Placochelys* die Reduktion der vorderen Zähne gleichzeitig zu einer Verstärkung der hinteren. Die Maxillen stossen mit ihrem Vorderrand an die Praemaxillen, mit ihrem Seitenrand an den Praevomer, die Choanen und die bezahnten Palatina, und mit ihrem Hinterrand aussen an die *Jugalia* innen an die *Transversa*.

Die Palatina (Pa), die eigentlichen Gaumenbeine, stossen in der Mittellinie zusammen und bilden dadurch eine ungemein feste Gaumenplatte. R. BURCKHARD[1] hatte gelegentlich einer Beschreibung von *Hyperodapedon* die Ansicht ausgesprochen, dass auch bei den *Placodonten* die grossen Mittelzähne denselben Knochen angehörten wie die Seitenzähne. Das ist aber nicht der Fall. Die seitlichen Maxillen sind vielmehr von den Palatina durch deutliche Grenzfurchen und Nähte getrennt, deren Verlauf an Taf. III, Fig. 1 in ganzer Länge deutlich zu verfolgen ist. An dem Taf. IV abgebildeten Exemplar von *Placodus* habe ich den Kalkstein nicht überall aus diesen Vertiefungen zur Klarstellung dieser Grenze entfernen können ; da mir aber isolierte Maxillen anderer Exemplare von *Placodus* in den Berliner Sammlungen vorliegen, und deren Grenzfläche gegen die Palatina intakt ist, so lässt sich der normale Verlauf der Grenzen, wie ich sie Taf. III angezeichnet habe nicht bezweifeln.

Die Palatina tragen bei *Placodus* je drei gerundet dreieckige Zähne, deren Spitze nach der Mitte des Schädels gerichtet ist, und die von vorn nach hinten etwa um die Hälfte ihrer Grösse zunehmen (Taf. IV). Bei *Cyamodus* und *Placochelys* (Textfigur 2 und Taf. III) stehen dagegen nur zwei Zähne auf den Palatina. Dieselben sind gerundet oval, der vordere erreicht nur $^1/_3$ der Grösse des hinteren und die Axe der letzteren ist nach den Kiefergelenken gerichtet (Taf. III, Fig. 1). Auch hier zeigt sich also dieselbe Konzentration der Bezahnung nach rückwärts, wie wir sie auch auf den Maxillen fanden. Die Palatina werden an ihrem Hinterrand begrenzt von den seitlich gelegenen Transversa und den median vereinigten *Pterygoidea*. Die Palatina, denen die Hauptarbeit der Kaufunktion zufällt, sind die stärksten Knochen des *Placodonten*-Schädels, bei *Placochelys* und *Cyamodus* noch mehr als bei *Placodus*. Sie sind sehr solid verknöchert und nach der Schädelbasis zu sehr verdickt.

Die Transversa, die nur bei einigen Abteilungen der lebenden Reptilien vorhanden sind, sind ein altes Erbstück des Tetrapodenstammes, welches bei Stegocephalen noch Zähne trägt und sich seiner ganzen Lage nach als Homologon der inneren «Kieferdeckstücke» (Praevomera, Palatina, Splenialia des Unterkiefers) erweist. Hier bei den Placodonten sind die Transversa schmale Stücke, die zwischen dem Hinterrande der Maxillaria und der vorderen Seitenecke der Pterygoidea ausgespannt sind, und in ganzer Länge den hinteren Seitenrand der Palatina begleiten. Ihre Grenzen habe ich nur bei Cyamodus tarnowitzensis nach allen Seiten hin deutlich verfolgen können; es ist wohl anzunehmen, dass sie bei Placochelys stärker verkümmert oder mit benachbarten Knochenelementen (Pterygoidea oder Jugalia) nahezu verschmolzen sind.

Die Pterygoidea (Pt) sind wie die Palatina median in ganzer Länge verbunden, und schliessen sich rückwärts in der Gaumenfläche den Palatina an. Ihre Lagebeziehungen zu den anderen Mundknochen sind die normalen. Median springen sie in der Richtung auf die Praevomera vor, ihr Vorderrand stösst im Übrigen an die Palatina und die Transversa und stellt die Brücke her zwischen

diesen mittleren Mundstücken und den rückwärts verschobenen Quadrata. Nach diesen verläuft ein kräftiger, rückwärts und seitwärts gewendeter Fortsatz. Die ebenfalls primitive Verbindung der Pterygoidea mit der hinteren Schädelregion kommt bei den Placodonten kaum zum Ausdruck, weil bei ihnen die ganze postpterygoidale Region der Schädelbasis eng zusammengedrängt ist (Taf. II und III Fig. 1). Der Hinterrand der *Pterygoidea*, der sich bei den *Placodonten* quer zur Schädelaxe so scharf markiert, ist also in Wahrheit nicht der eigentliche primäre Hinterrand der Pterygoidea, sondern der Hinterrand der Gaumenfläche, die bis zu dieser Grenze hin eine ungewöhnlich festgeschlossene Platte bildet. Der Seitenrand der Pterygoidea springt in Form einer Leiste etwas nach aussen und unten vor, und dient mit dieser vertikalen Ausbreitung als Ansatzfläche für die inneren Muskeln des Unterkiefers, speziell des *M. pterygoideus internus*.

Das Quadratum bildet im Anschluss an die Gaumenfläche und speziell die Pterygoidea das Gelenk für den Unterkiefer. Dasselbe ist scharf quer gestellt, in der Mitte seiner Längsaxe eingesenkt. Mit der vertikalen Ausdehnung des Quadratums gelangen wir auf

## DIE HINTERSEITE DES SCHÄDELS.

Dieselbe habe ich seit meiner ersten Notiz über *Placochelys* an dem Hauptexemplar freilegen können. Es war keine leichte Arbeit, in der hohl gewölbten Hinterfläche des Schädels das harte Gestein so herauszumeisseln, dass die Oberfläche der mürben Knochen nirgends in nennenswerter Weise verletzt wurde. Ich möchte aber die Verantwortung nicht noch einmal übernehmen, als ich schliesslich versuchen musste, den auf dem Hinterhaupt sitzenden Gesteinspropfen mit einem Schlage abzusprengen. Erfreulicherweise gelang das Wagnis, ohne welches sehr wichtige Verhältnisse der Organisation der Placodonten unklar geblieben wären. An dem abgesprengten Gesteinsstück blieben nur kleine Reste der Occipitalia lateralia und superiora haften. Durch Entfernung dieser Reste von dem abgesprengten Gesteinsstück konnte ich einen Wachsabdruck erlangen, der die Umrandung des Foramen magnum genau wiedergibt. (Taf. III, Fig. 2.) Zu dem Hauptexemplar Taf. II, Fig. 2 kam als Ergänzung hinsichtlich der Schädelhinterseite noch das Berliner Exemplar von *Placochelys* hinzu, das zwar bei seiner flachen Zusammendrückung die Teile etwas verschoben zeigt, aber doch gerade die Hinterseite mit dem Lageverhältnis ihrer Teile gut erkennen lässt. Von *Placodus* und *Cyamodus* fehlt mir leider das Vergleichsmaterial. Die bekannten Gypsabgüsse älterer Zeit sind bei der mangelhaften Präparation der Originalstücke höchstens für oberflächliche Vergleiche heranzuziehen, nachdem bei *Placochelys* die ähnlichen Ausbildungsformen geklärt sind.

Die ganze Hinterwand des Schädels bildet ein hohles Gewölbe. Die überragende Oberkante bilden in der Mitte die Parietalia (P), die ja bei den meisten Seeschildkröten noch wesentlich weiter rückwärts ausgedehnt sind, aber auch bei Sphenodonten nicht unerheblich das Hinterhaupt überragen. Bei *Placochelys* trägt der obere Hinterrand der Parietalia drei Vorwölbungen, die noch nicht als besondere Buckel abgelöst zu sein scheinen, sondern noch der oberen skulpturierten Knochenschicht den Parietalia angehören. Im Bereich der

mittleren dieser Buckel verschwindet allerdings die sonst sichtbare Grenznaht zwischen den beiden Parietalia vollständig, so dass der Buckel in dieser Hinsicht schon eine gewisse Individualität verrät (Taf. I, Fig. 1). An die Parietalia schliessen sich seitlich mit einer scharfen Zickzacknaht die Squamosa (Sq) an, die die hintere obere Ecke des Schädels bilden. Auch sie tragen konische Buckel, die bereits bei Beschreibung der Oberseite des Schädels erwähnt wurden. Die Squamosa haben ihr Ossifikationszentrum an der hinteren Schädeldecke. Von da senden sie einen Fortsatz nach den Parietalia, einen anderen medianwärts nach den später zu besprechenden Epiotica (E) Taf. II, Fig. 1 und einen vorderen in den Jochbogen, wo er sich zwischen das Jugale und das Postorbitale einschiebt. (Taf. I, Fig. 1.) An seiner Unterseite ist das Sqnamosum mit dem Oberrand des Quadratums verbunden, während es aussen wie bei Schildkröten überlagert ist von dem Quadratojugale.

Das Quadratum (Q), das schon bei der Besprechung der Gaumenseite erwähnt wurde, bildet die seitlichen Hinterkanten des Schädels, in dem es von den weit zurückspringenden Hinterecken der Sqnamosa in konkavem Bogen nach vorn und abwärts verläuft und hier die Gelenkfläche für den Unterkiefer bildet. Ausserdem ist das Quadratum einwärts nach dem Gaumen zu mit dem Pterygoid verbunden (Taf II, Fig. 1). Am Quadratum über der Gelenkfläche finden sich jederseits an dem Hauptexemplar je drei Knochenbuckel, von denen zwei rückwärts und einer seitwärts angebracht sind (vergl. auch Taf. I, Fig. 2). Neben dem Quadratum reicht auch das Quadrato jugale mit seiner Hinterkante noch an den Hinterrand des Schädels. (Qj. Taf. II, Fig. 1.) Vom Quadratum ist es hier durch eine tiefe Furche getrennt.

Innerhalb der besprochenen Elemente, die die Hinterfläche des Schädels umkränzen, liegen nun die eigentlichen Elemente des Hinterhauptes eingeschlossen, die ihrerseits das Foramen magnum umgeben, ausserdem die Elemente der Ohrregion und des hinteren Abschnittes der Schädelbasis. Betrachten wir zunächst die Knochen am Hinterhauptsloch. Die Occipitalia superiora (SO) sind fest miteinander verwachsen; ihre Verwachsungsnaht ist durch eine vertikale Kante angedeutet, die wohl physiologisch derjenigen entspricht, die am Schildkrötenschädel schliesslich zu dem grossen medianen Fortsatz wird, der die Parietalia trägt. Beide Occipitalia superiora bilden über dem Foramen magnum eine schmale Querplatte, deren Oberrand in der Furche liegt, die von dem zurückspringenden Hinterrand der Parietalia gebildet wird (Taf. II, Fig. 1).

Obwohl ihre Verwachsung mit diesen eine ziemlich innige ist, lässt sich der Verlauf der horizontalen Zickzacknaht doch deutlich verfolgen. (Taf. II, Fig. 1.) Nach oben wölbt sich dieses obere Occipitalstück bis zum Hinterhauptsloch vor, an dessen Umrandung es mit bogigem Ausschnitte teilnimmt. Die Occipitalia lateralia, Pleuroccipitalia oder Exoccipitalia (Oe), die die Seitenwand des Foramen magnum bilden, stossen mit schmaler Oberkante an die Occ. superiora an, zeigen an der Seite neben einer halsartigen Verschmälerung, eine grosse trichterförmige Öffnung, das Foramen jugulare, durch das nach Siebenrock die Vena jugularis, der Nervus vagus und accessorius heraustreten. Diese Öffnungen sind auch an dem Taf. III, Fig. 1 abgebildeten Berliner Exemplar als Vertiefungen zu erkennen. Unten stossen die Occ. lateralia an das Basioccipitale, beteiligen sich aber nicht nennenswert an der Bildung des Gelenkkopfes, der

wesentlich basioccipital ist. Ihre seitliche Abgrenzung ist nicht deutlich zu erkennen, da die Kanäle der Vagusgruppe eine ganz klare Präparation des Aussenrandes nicht ermöglichten. An der Taf. III, Fig. 2 abgebildeten Umrandung des Foramen magnum sieht man, dass die Occ. lateralia sich noch ein Stück u. zw. genau bis zur Grenze dieser Figur über dem Vagusloche ausdehnten. An dem Berliner Stück (Taf. III, Fig. 1) markiert sich die Grenze zwar nicht ganz so deutlich, wie es die Abbildung zeigt, aber immerhin kenntlich.

Das Occipitale basilare (Ob) oder Basioccipitale bildet den halbkugligen Gelenkkopf, dessen Oberrand die Occ. lateralia trägt und dessen Unterrand sich in der Hinterfläche des Schädels quer ausbreitet (Taf. III, Fig. 1). An der Umrandung des Foramen magnum nimmt es nicht teil, wie das auch für die Schildkröten die Regel ist.

An die genannten Hinterhauptsknochen schliesst sich nun jederseits ein dreieckiger Knochen mit seiner Basis an. der seine stumpfe Spitze seitwärts vorstreckt und sich seitlich an das Squamosum (Sq) anlehnt. Dieser Knochen, der bei den meisten Reptilien mit den Occipitalia lateralia verwachsen ist, hat sich auch bei den Schildkröten selbständig erhalten, und ist dort von GEGENBAUR[1] l. c, in der Figur 235 als Petrosum bezeichnet worden. Im Text Pag. 383 nennt er diesen Knochen Opisthoticum. Die gleiche Bezeichnung wendet WIEDERSHEIM[1] an, während SIEBENROCK[2] dafür die Bezeichnung Paroccipitale (OWEN) anwendet und als sein Synonym das Os mastoideum (STANNIUS) und Occipitale externum (KÖSTLIN, BLANCHARD) erwähnt. Bei Eidechsen bildet dieses Stück nur den seitlichen Fortsatz des Occipitale laterale, der von HUXLEY als Processus paroticus bezeichnet worden ist. SIEBENROCK übernimmt diese Benennung für den seitlichen Fortsatz des bei den Schildkröten wie bei unseren Placodonten selbständigen Knochens. Dieser so verschieden beurteilte und bezeichnete Knochen scheint mir nun ident zu sein mit dem Stück, welches wir am Stegocephalen-Schädel allgemein als «Epioticum» bezeichnen, d. h. also demjenigen Element, welches die hinter den Squamosa vorspringende Ecke neben den Occipitalia superiora bildet, und den am Stegocephalen-Schädel dorsal gewendeten Ohrausschnitt hinten und medial begrenzt. Dass dieses «Epioticum» nun wirklich diese Bezeichnung im Vergleich zu dem Epioticum des Fischschädels verdient, glaube ich mit Sicherheit annehmen zu dürfen. Wichtig scheint mir auch darauf hinzuweisen, dass dieses Element am Reptilschädel alle die Lagebezeichnungen zeigt wie das sogenannte Epioticum der Stegocephalen und dass wir beide offenbar als homolog aufzufassen haben. Bei *Sphenodon* ist dieses Element in der Jugend (BAUR, SIEBENROCK) noch selbständig, bei Ichthyosauriern bleibt es zeitlebens frei, aber nirgends zeigt es so einfache, an die *Stegocephalen* angelehnte Ausbildung, wie bei den *Placodonten* und den Schildkröten. Wir müssen uns danach vorstellen, dass die occipitale Schädelregion mit Einschluss dieser «Epiotica» bei *Stegocephalen* noch eine gesonderte, seitlich im Schädelumriss scharf vortretende Schädelregion war, bei den höheren *Tetrapoden* aber infolge der Ausdehnung des Gehirns zur Hinterwand des Schädels spezialisirt und von der Schläfenregion und den Parietalien überdacht wurde.

---

[1] Vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Leipzig 1898 Pag. 382.

[2] Kopfskelet der Schildkröten. Pag. 249 u. folg.

Vor dem Basioccipitale liegt als schmaler Knochen quer ausgebreitet das *Basissphenoid* (Bs) Taf. II, Fig. 2 und Taf. III, Fig. 1, dem bei der Verkürzung der hinteren Schädelregion und der kräftigen Verstärkung der Pterygoidea der Raum sehr beengt ist, so dass es als schmales Stück hinter den Pterygoidea fast verschwindet. Median zeigt es eine Grube, durch die die Hypophyse in die Gaumenfläche mündet. Da die Oberfläche des Basisphenoids in einer Vertiefung lag und dort schwer vom Gestein zu säubern war, so war ich leider nicht in der Lage, die Ausmündung der Carotiskanäle und die hier zu erwartenden Nervenkanäle klarstellen zu können. Wie ähnlich aber dem geschilderten Verhalten die Ausbildung der Schildkröten ist, ergibt sich aus folgender Beschreibung der letzteren durch SIEBENROCK: «Das Basisphenoid ist bei den meisten Schildkröten mehr-weniger in die Schädelhöhle zurückgedrängt und daher äusserlich an der Schädelbasis oft nur wenig sichtbar. Dies hängt mit der medialen Verbindungsweise der Pterygoidea zusammen, die grösstenteils so intensiv geschieht, dass zwischen ihren hinteren Enden und dem Basioccipitale nur ein geringer Raum für das Zutagetreten des Basisphenoids übrigbleibt» (l. c. 263).

Neben dem Basisphenoid liegt jederseits ein hökerförmiges kleines Knochenstück, über das ich keine Klarheit erlangen konnte, weil ich seine Ausdehnung nach innen nicht ermitteln konnte. Ob dasselbe den untersten Teil des Prooticum (Petrosum Otosphenoid) darstellt, oder vielleicht den rückwärts zum Basisphenoid gewendeten Fortsatz des Pterygoids bildet, kann ich nicht entscheiden.

Die beschriebene Hinterwand des Schädels von *Placochelys* und vermutlich auch der anderen *Placodonten* zeigt, abgesehen von dem Foramen magnum zwei Paare grösserer Durchbrüche, die an dem Exemplar Taf. II gut zu erkennen sind, während sie an dem Taf. III, Fig. 1 abgebildeten Berliner Exemplar durch dessen vertikale Verdrückung verdeckt sind Das untere Paar dieser Durchbrüche liegt unter dem vortretenden Seitenfortsatz der Epiotica (Paroecipitalia), an der Stelle wo in Fig. 2 der Taf. II die Buchstaben P zur Bezeichnung der Pterygoidea auf der linken Seite eingesetzt sind. Diese Öffnung entspricht wohl dem Canalis cavernosus, in dem an gleicher Stelle bei den Schildkröten verschiedene Nervenzüge ausmünden.

Neben dieser Grube liegt jederseits unter der seitlichen Spitze des Epioticum (Paroccipitale) ein kleiner Knochen von lockerem Gewebe, dessen Querschnitt rundlich erscheint. Dieser Knochen dürfte wohl die Columella sein, zumal sie genau an der Einbiegungsstelle des Quadratums liegt, in der bei Schildkröten und Mosasauriern der Gehörgang eingebettet ist. Diese Einbuchtung des Quadratums ist auf Taf. II, Fig. 1 jederseits gut zu erkennen.

Vom Inneren des Schädels war dadurch einiges klarzustellen, dass der Schädel des Hauptexemplares Taf. I—III in zwei Stücken gefunden worden war (Siehe Fig. 1) und dadurch in seinem Querbruch einige Einzelheiten erkennen liess, die jetzt nach Zusammenfügung der beiden Hälften natürlich nicht mehr zugänglich sind. Ergänzt werden mir diese Beobachtungen durch den Schädel von *Cyamodus* tarnowitzensis GURICH (Univers. Samlungen Breslau), den ich, wie gesagt, durch die Freundlichkeit von Herrn Professor FRECH in Breslau präpariren konnte. da der Querbruch des Schädels von Placochelys gerade durch das Parietalloch ging, durchschnitt er etwa die Mitte der Schädelkapsel und des hinteren Teiles

des Gaumens. Da er schräg zur Längsaxe des Schädels lag, zeigte er zwar kein zur directen Reproduction geeignetes Bild, insofern aber mehr als ein senkrechter

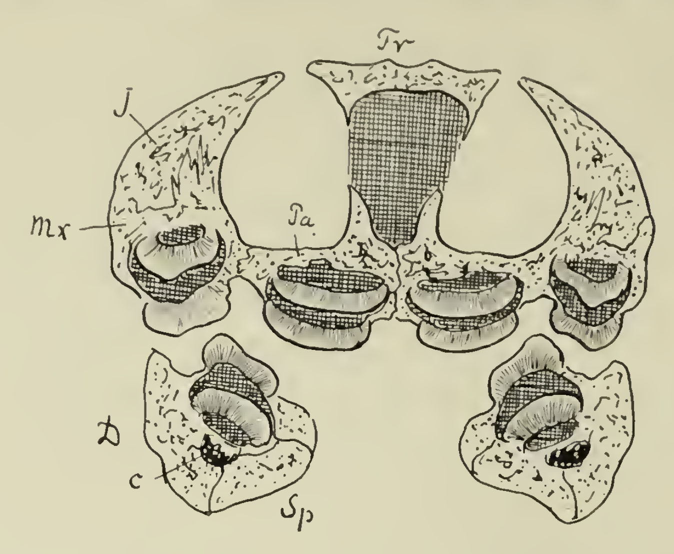



Fig. 3. Rekonstruierter Querschnitt durch den vorderen Teil des Schädels von *Placochelys placodonta*. *Fr.* Frontalia, *J.* Jugalia, *Mx.* Maxillae, *Pa*, Palatina, *D.* Dentale, *Sp.* Spleniale *C.* intramandibularer Kanal.

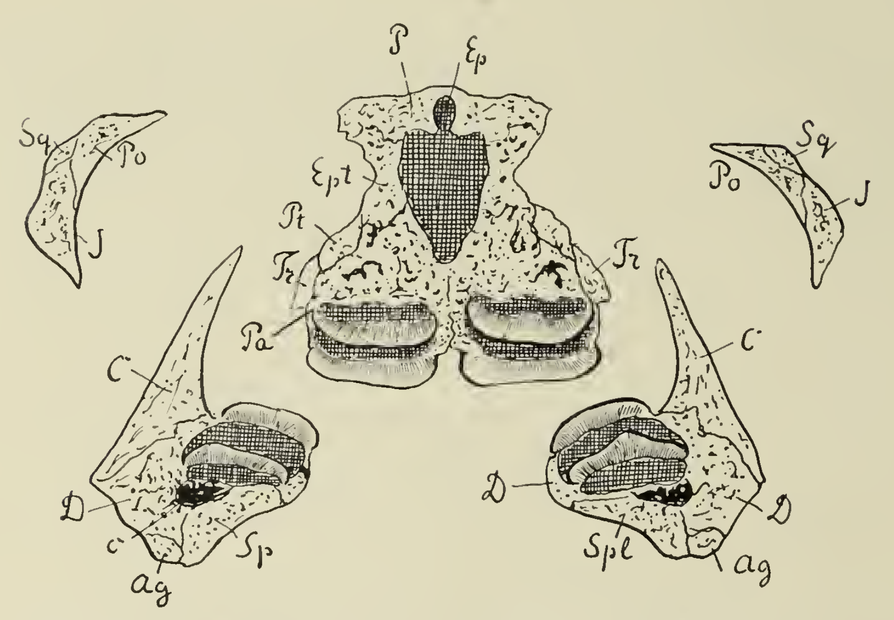



Fig. 4. Querschnitt durch den hinteren Teil des Schädels von *Placochelys placodonta*, *P.* Parietalia, *Ep.* Epiphyse, *Ept.* Epipterygoidea, *Pt.* Pterygoidea, *Tr.* Transversa, *Pa.* Palatina. *Po.* Postorbitalia, *S*q. Squamosa, *J.* Jugalia, *D.* Dentale, *C.* Complementare, *C.* intramandibularer Kanal, *Ag.* Angulare, *Sp.* Spleniale.

Querbruch, als er links vordere und rechts hintere Teile des Schädels im Querschnitt zeigte und so gewissermassen zwei Querschnitte bot. In den Figuren 3 und 4 habe ich diese Querschnitte zu rekonstruieren versucht. Über ihre Mängel

an Objectivität bin ich natürlich am wenigstens im Zweifel, immerhin glaube ich, dass ich sie dem Leser nicht vorenthalten soll, zumal voraussichtlich in absehbarer Zeit kein Schädel von Placochelys zu einwandfreien Querschnitten verwendet werden dürfte. Die Figur 2 ist durch den hinteren Teil der Augenhöhlen gelegt, zeigt also oben ein nahezu geschlossenes Schädeldach, indem sich die Frontalia (Fr) mit dem Vorderrand des Orbitalbogens nahezu berühren. Innerhalb des letzteren sind die kleinen Jugalia (J) durchschnitten und ihre innere Verwachsungsnaht mit den Maxillen (Mx) freigelegt. Die letzteren sind in der Region des letzten Backzahnes getroffen, über dem ein Ersatzzahn zum Durchbruch reif ist. Medial schliessen sich an die Maxillen die Palatina (Pa), die den vorderen Teil der grossen Hinterzähne im Querschnitt und deren Ersatzzahn zeigen. Der mediane Zusammenschluss der Palatina macht eine Verknöcherung der basalen Stücke der Schädelkapsel an der Stelle des Orbitosphenoid und die Ausbildung eines Parasphenoids als ovalen Schutzknochen dieser Stücke der Schädelbasis unnöthig.

Im lebenden Zustande mag Knorpel den Raum zwischen den aufsteigenden Flügeln der Palatina eingenommen und dabei den sonst unbegrenzt erscheinenden Innenraum der Schädelkapsel etwas beschränkt haben. Im Unterkiefer geht der Schnitt durch den Vorderrand des grossen hinteren Zahnes, unter dessen Ersatzzahn der Unterkiefer-Kanal (c) zu sehen ist, der wohl grossenteils von dem vorderen Stück des Meckelschen Knorpels ausgefüllt sein mochte und daneben Blutgefässe barg. Ausser dem zahntragenden Dentale ist hier auch das Spleniale durchschnitten und an der Innenseite sichtbar.

Der Querschnitt Fig. 4 geht durch den vorderen Teil der Schläfengruben; er durchschneidet die Epiphyse (Ep) vor deren dorsaler Ausmündung (Epidyse) zwischen den Parietalien (P). Die gekreuzt schraffierte Schädelhöhle wird hier seitwärts begrenzt von den Epipterygoidea (Columella aut.), die hier also nicht wie bei *Archegosaurus* und Schildkröten noch einen inneren Fortsatz der Schädeldachknochen bildet, sondern zwischen den Parietalien, den Pterygoidea (Pt) und den Palatina (Pa) ein sebständiges Verbindungsstück bildet. Neben den zahntragenden Palatina, die in der hinteren Region der grossen Kauzähne durchschnitten sind, liegen noch als schmale Spangen die Transversa (Tr), (auch Ectopterygoidea genannt). — Im Jochbogen sind innen die Postorbitalia, unten die Jugalia, aussen die Squamosa durchschnitten. Im Unterkiefer geht der Schnitt durch den Hinterrand der grossen Hinterzähne und den Vorderrand des aussen weit vorgreifenden Complementare (C). Ausser dem Dentale und Spleniale ist hier auch der vordere Teil des Angulare (Ag) getroffen.

# DIE GEHIRNKAPSEL

ist in den Schnitten Fig. 3 u. 4 sichtbar, aber wie gesagt, um den Raum verkleinert zu denken, den die nicht verknöcherten Elemente der eigentlichen Schädelbasis einnahmen. Besonders bemerkenswert ist die direkt beobachtete Abschnürung der Epiphyse von der eigentlichen Gehirnkapsel in Fig. 3. Die Epidyse liegt hinter dieser Durchschnittsstelle. Der Epiphysengang war nach hinten gerichtet und bildete vor dem Scheitelloch eine eiförmige Ausstülpung.

Zur Ergänzung dieser wenigen Daten kann ich noch Einiges über die Schädelkapsel des Cyamodus tarnowitzensis anführen, dessen Original ich, wie gesagt

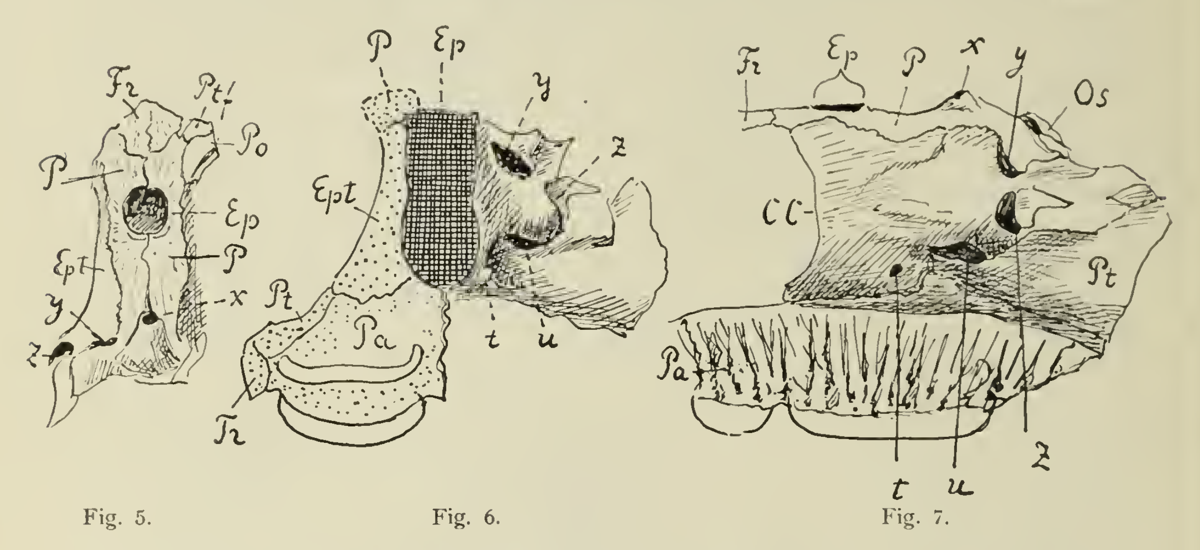



Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 5—7. *Cyamodus tarnowitzensis* Gür. Darstellungen der Schädelkapsel und benachbarter Gaumenknochen nach dem Steinkern des Orig. Exemplares (Mus. Breslau) z. T. rekonsruiert. Fig. 5 von oben, Fig. 6 von vorn, Fig. 7 von der Seite, *P.* Parietalia, *Fr.* Frontalia, *Ptf.* Postfrontalia, *Po.* Postorbitalia, *Ep.* Epiphysenloch. *Ept.* Epipterygoid, *Pt.* Pterygoid, *Tr.* Transversum, *Pa.* Palatinum mit Zähnen und z. T. Ersatzzähnen. *X.* Dorsale mediane Öffnung hinter der Epiphyse *y* u. *z.* Öffnungen, die vielleicht nur durch das Klaffen von Knochen entstanden sind, aber möglicherweise zum Durchtritt von Gefässen dienten, *t* und *u* Nervenaustritte.

einer Praeparation unterziehen durfte. Die leider in dieser Hinsicht unerheblichen Ergebnisse derselben habe ich in den Fig. 5—7 niedergelegt. Fig. 5 zeigt die Schädelkapsel nach Entfernung der Knochen von oben, mit dem relativ grossen, fast kreisförmigen Scheitelloch und in einiger Entfernung hinter demselben eine an den Trichter der Cephalopoden erinnernde Öffnung (x) in der inneren Schädelwand. Dieselbe liegt noch innerhalb der P a r i e t a l i a. Über ihre physiologische Bedeutung vermag ich aber keine näheren Angaben zu machen. Fig. 6 zeigt links einen restaurierten Querschnitt durch die linke Seite der Schädelkapsel in der Zone der E p i p h y s e (Ep) und zeigt dort dieselben Elemente, die wir in Fig. 4 pag. 6 bei *Placochelys* kennen lernten. Rechts in der Fig. 6 sieht man die Innenfläche der Schädelkapsel von vorn gesehen, an die sich weiter rechts die Innenfläche der P t e r y g o i d e a ebenfalls am Steinkern von vorn gesehen anschliesst.

Fig. 7 zeigt unten die mediane Symphyse der Palatina mit deren Zähnen, darüber die innere Seitenwand der Gehirnkapsel, die in Fig. 6 von vorn gesehen war. Hier sind die in den Fig. 5 und 6 verzeichneten, mit *y*, *z*, *u* und *t* bezeichneten Öffnungen ihrer Lage und Form nach am besten zu übersehen. Einer Deutung derselben glaube ich mich besser zu enthalten, da mir keinerlei Vergleichsmaterial vorliegt. Immerhin wird das Gebotene vielleicht späteren Forschungen auf diesem Spezialgebiete von Nutzen sein.

## DER UNTERKIEFER.

Der Unterkiefer von *Placochelys* ist ungemein kräftig gebaut und äusserst specialisiert, entsprechend der starken und eigenartigen Kaufunktion. Für Reptilien besonders auffällig ist die sehr starke Ausbildung des Processus coronoideus, des Kronfortsatzes (Fig. 11), besonders in Rücksicht darauf, dass *Placochelys* ein Wasserbewohner ist. Als generische Besonderheit unserer Form kommt dazu die schlanke Zuspitzung und Zahnlosigkeit des Symphysenteiles. In der Symphyse findet keine Verschmelzung, sondern nur eine complizierte Nahtbildung statt.

Die Bezahnung des Unterkiefers besteht aus je zwei Zähnen, einem grossen hinteren, der dem hinteren Gaumenzahn gegenübersteht und einen wesentlich kleineren vorderen, der in Grösse und Stellung dem vorderen Palatinalzahn der Gaumenfläche entspricht. Gegenüber *Placodus* hat also bei *Placochelys* eine Reduktion um den ersten «Backenzahn», wenn ich so sagen darf, stattgefunden, abgesehen von den vorderen Schneidezähnen und einem kleinen Zahn, den ich in dem Diastema zwischen den Schneide- und den Backenzähnen bei *Placodus* im Unterkiefer, wie auch im Oberkiefer beobachtet habe, und der möglicherweise als rudimentärer Eckzahn zu betrachten ist (Fig. 11 und Taf. IV). Von Cyamodus sind nur mittlere Teile des Unterkiefers bekannt, die drei Backzähne wie bei Placodus tragen und einen hohen und breiten Kronfortsatz erkennen lassen.

Auch die osteologische Zusammensetzung des Unterkiefers von *Placochelys* zeigt einige Besonderheiten, die Erwähnung verdienen. Da aber die Zusammensetzung des Reptilien-Unterkiefers an fossilen Formen noch wenig beachtet ist, und deshalb entwicklungs-geschichtlich noch nicht verfolgt ist, so muss ich etwas weiter ausholen, um die diesbezüglichen Eigentümlichkeiten von *Placochelys* verständlich machen zu können.

Im Gegensatz zu dem einheitlich ossifizierenden Unterkiefer der Säugetiere ist der der niedereren Wirbeltiere bekanntlich aus einer Anzahl von Knochen zusammengesetzt. Als Grundlage des ganzen Gebildes ist wie bekannt der Meckelsche Knorpel anzusehen, von dem ein mehr oder weniger ossifizierender Rest im Kiefergelenk dauernd erhalten bleibt. Wie ich an anderer Stelle[1] gezeigt und aus der Zusammensetzung der übrigen Elemente des Mundbogens erläutert habe, finden sich bei niederster Ausbildung zwei Elemente an Stelle des embryologisch einheitlichen Meckelschen Knorpels in gleichwertiger Lage und Ausbildung hintereinander in der Axe des Unterkiefers. Entsprechend der Gliederung des

[1] O. Jaekel: Über die primäre Zusammensetzung des Kieferbogens und Schultergürtels. (Verh. d. deutsch. Zoolog. Ges.) 1899. p. 252.

ganzen Mundbogens in die vier normalen Elemente eines Visceralbogens habe ich die beiden unteren, dem Unterkiefer angehörenden Stücke als *c* und *d* bezeichnet. Das hintere, das Kiefergelenk bildende Stück *c* würde dabei dem Meckelschen Knorpel entsprechen, das vordere *d* ein bisher nicht beachtetes neues Element sein. Für das hintere Stück kann der Name Articulare festgehalten werden, für das vordere erlaube ich mir nun die Bezeichnung «Intradentale» vorzuschlagen. Dass beide bei der ontogenetischen Anlage im Knorpel nicht von einander abgegrenzt werden, entspricht der auch sonst gewöhnlichen, ununterbrochenen Knorpelanlage benachbarter und besonders homologer Elemente. Die verbreitete Ansicht, dass der hintere Teil des Meckelschen Knorpels bei Säugetieren aus dem Verbande des Unterkiefers ausgestossen sei und zur Bildung von Gehörknöcheln Verwendung gefunden habe, halte ich für absolut unwahrscheinlich. Schon die palaeon-

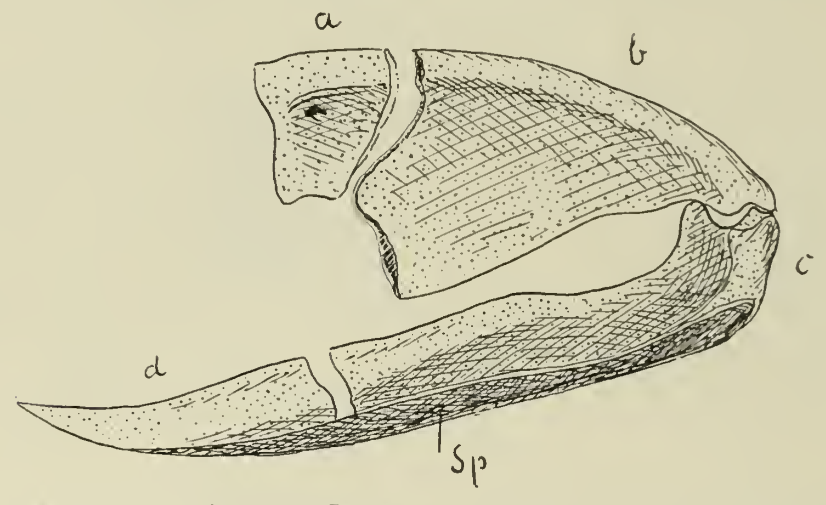



Fig. 8. Mundskelet von *Acanthodes Bronni* Ag. aus dem Perm von Lebach, Saarbrücken. *a—d* die vier Stücke des primären Mundbogens, *a* das Supraquadratum mit einem Gelenkknopf an der postorbitalen Schädelecke und mit einem Nervenloch des Trigeminus, *b* das Quadratum, *c* das Articulare, *d* das Intradentale. — *Sp* das Spleniale, als einziger Rest des dermalen Kieferskelets.

tologisch nicht bestrittene Tatsache, dass die Säugetiere von höheren Tetrapoden abgeleitet werden müssen, und das Unterkiefergelenk physiologisch nie entbehrt werden konnte, wäre mit obiger Annahme unvereinbar. Überdies entspricht der Unterkiefer der Säugetiere in seiner Gesamtform durchaus dem der Reptilien. Unbedenklich würde mir dagegen erscheinen die betreffenden Gehörknöchel aus appendiculären Elementen des Mundbogens abzuleiten, wie sie sich am Palatoquadratum des palaeozoischen Selachiers *Pleuracanthus* finden,[1] und wie sie in den sogenannten Spitzlochknorpeln auch bei lebenden Haien bekannt sind.

Mit einer ursprünglichen Zweiteilung der inneren Grundlage des Unterkieferastes lässt sich auch die Anordnung der Deckknochen am besten in Einklang

[1] Über die Organisation der *Pleuracanthiden* (S. t. Bez. V. Ger. naturf. Freunde Berlin) 1889. Eine kritische Bemerkung von O. M Reis, dass es sich dabei wohl um Kiemenstrahlen des Hyoidbogens gehandelt habe, zeugte von wenig Vertrauen, aber noch weniger Sachkenntnis. Die bei obiger Form einen breiten Kiemendeckel bildenden *Radien* des Hyoidbogens sind an dem betreffenden Original vollständig getrennt von den Radien des Mundbogens.

bringen. Wenn Deckknochen immer an derselben Stelle wiederkehren und bestimmte Beziehungen zu anderen einnehmen, dann nehme ich eo ipso an, dass ihnen eine constante Unterlage primärer Skeletstücke zukommt, und deren Existenz also aus einer anatomischen Konstanz der Deckknochen auch da gefolgert werden kann, wo ihre Anlage innerhalb der Deckknochen nicht mehr nachweisbar ist. Knorpel ist fossil überhaupt nicht erhaltungsfähig, höchstens seine Verkalkungsprodukte.

Es scheint mir, dass sich die Deckknochen des Unterkiefers ganz allgemein darauf zurückführen lassen, dass jedes der beiden primären Stücke *c* und *d* je einen äusseren und je einen inneren Deckknochen erhält, dass das Stück *c* am Kiefergelenk als primärer Knochen hervortritt. Dass schliesslich als besonderes Element von aussen her noch ein (gelegentlich auch zwei) Complementare hinzutritt, das zur Bildung des Kronfortsatzes benützt wird, dessen Anlage vielleicht auf Elemente eines verkümmerten Lippenbogens zurückzuführen ist, will ich hier nur andeuten. Es ergibt sich sonach folgendes Schema der Knochenanlage (Fig. 9), in dem das Dentale *D* und Spleniale Sp. der äussere und innere Deckknochen des Stückes *d* des «Intradentale», das Supraangulare (Sag.), der

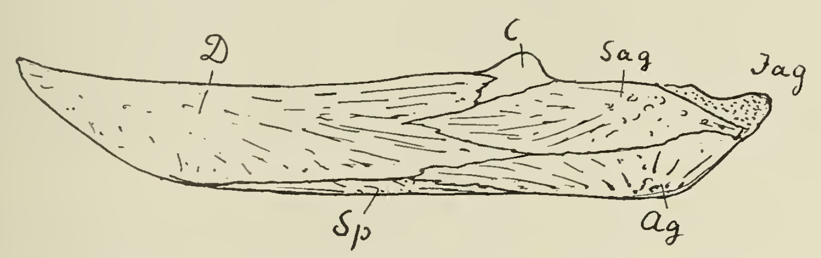



Fig. 9. Schematischer Bau des Unterkiefers, Aussenseite.
*D* Dentale, *Sp* Spleniale, *C* Complementare, *Ag* Angulare, *Sag* Supraangulare, *Jag* das hintere Stück des Meckelschen Knorpels, das Angulare.

äussere, und das Angulare (Ag.) der innere Deckknochen des Stückes *c* des Articulare wären. Bemerkenswerth ist, dass ebenso, wie die äusseren und inneren Deckknochen der Oberkieferstücke Praemaxillen und Praevomera (Vomer aut.), Maxillen und Palatina, Transversa und Pterygoidea ursprünglich alle bezahnt sind, und auch bei Stegocephalen ebenso wie bei alten Fischtypen noch eine Bezahnung des Spleniale neben dem Dentale vorkommt.

Um in der vorliegenden Arbeit auf die Reptilien etwas näher einzugehen habe ich in den Textfiguren 10—12 Unterkiefer von *Placodus, Placochelys* und *Trionyx* zusammengestellt. Aus der gleichartigen Bezeichnung der Teile ist deren Lageverhältnis und Lageverschiebung z. B. der rückwärtigen Verschiebung des Spleniale bei *Trionyx,* ohne nähere Erläuterung zu entnehmen. Hervorheben möchte ich nur noch, dass das Angulare normal die hintere untere Ecke des Unterkiefers bildet und daher auch den Namen hat, dass es aber ursprünglich wohl an der Innenwand des Intraangulare angelegt ist. Entsprechend einer früh eingetretenen Lagerung am Unterrand, wird das Supraangulare entsprechend an der Aussenseite nach oben gedrängt. Diese Verschiebungen stehen im Zusammenhang mit Drehungen des hinteren Teiles des Unterkiefers, die übrigens je nach der Kaufunktion und Muskulierung des Unterkiefers sehr verschiedene Bilder hervorrufen.

Für die *Placodonten* ist zu bemerken, dass die beiden vorderen Deckknochen Dentale und Spleniale einander in der Grössenausdehnung ungefähr die

Wage halten, das Dentale also die Aussenseite, das Spleniale die Innenseite der vorderen Kieferhälfte bedeckt, und letzteres nach hinten relativ wenig ausgedehnt ist. Das Dentale von Placodus und *Placochelys* zeigt abgesehen von dem Ausfall der vorderen Zähne insofern eine starke Differenz, als es bei *Placodus* an der Bildung des Kronfortsatzes noch erheblichen Anteil nimmt, bei *Placochelys* aber mindestens aussen ganz von ihm zurückgewichen ist.

Ein Dentale eines Placodus aus dem Schaumkalk von Freiburg in Thüringen, das ich ganz von dem anhaftenden Gestein befreien konnte und Taf. III, Fig. 3—5 abgebildet habe, gibt über alle Einzelheiten, abgesehen von der vorderen Spitze, erfreulichen Aufschluss. Fig. 4 zeigt den Fortsatz, der den Vorderrand des Kronfortsatzes bildet, ferner die niedrigen, vertikal gestreiften Sockel, die die Zahnwurzeln bilden, unter ihnen die Öffnungen, die in die Zahnkaverne führen, in der sich die Ersatzzähne zeigen. Unter dem bezahnten Teil springt einwärts eine starke Kante vor, die die Grenzlinie gegen das Spleniale bildet. Unter dem bezahnten Teil und dieser Kante liegt eine tiefe Höhlung, in der sich wohl der Meckelsche Knorpel also speziell des Inter-Dentale erhalten haben mochte, und die den Unterkiefer ernährenden Gefässe Platz fanden. Die Austrittsstellen dieser letzteren sind in dem sich verjüngenden vorderen Teil der Innenrinnen wohl erhalten. Unterhalb dieser vorderen Rinne beginnt die Symphyse der Unterkieferäste, die äusserst kräftige Verfalzung durch senkrechte unregelmässige Leisten zeigt. Auch an Fig. 10*b* treten diese Leisten links unten in der Aufsicht scharf hervor.

Bei *Placochelys* (Fig. 11) ist das Dentale kleiner und von der Bildung des Kronfortsatzes ausgeschlossen, da dieser, wie Taf. I, Fig. 2 zeigt und Fig. 11 erläutert, nur von dem sehr vergrösserten Complementare gebildet wird.

Das Spleniale ist bei *Placodus* (Fig. 10) insofern normaler als bei *Placochelys* (Fig. 11) als es weniger weit nach hinten reicht. Der Zustand des letzteren nähert sich also in dieser Hinsicht dem spezialisirteren Typus der Schildkröten, (Fig. 11) und anderer höheren Formen, wo das Spleniale fast das Gelenk (Iag.) erreicht, und das Angulare (Ag) wieder auf seine ursprünglich innere Lage zurückdrängt. Bei *Placodus* wie bei *Placochelys* nimmt das *Spleniale* noch an der Bildung der Symphyse teil.

Im hinteren Teil des Unterkiefers habe ich sowohl bei *Placodus*, wie bei *Placochelys* nicht alle Verhältnisse klarstellen können, da mir nicht alle Teile zugänglich waren. Die Gesamtform dürfte wohl durch meine Zeichnungen korrekt wiedergegeben sein, da aber die Innenfläche des Kronfortsatzes bei *Placochelys* unzugänglich ist, und mir von *Placodus* fehlt, so konnte ich die Grenze zwischen dem Complementare, Angulare und Quadratum nur mit einem Fragezeichen als unsicher andeuten (Fig. 10*b* und 11*b*).

Das Angulare bildet wie gewöhnlich die hintere untere Ecke des Unterkiefers. Bei *Placodus* zeigt es noch die gewöhnliche von der Ecke ausgehende strahlige Sculptur, bei Placochelys nur wulstige Verdickungen, die auf vergrösserte Leistungskraft schliessen lassen (Taf. I, Fig. 1, Taf. II, Fig. 10); an der Innenseite ist das Angulare ungefähr ebenso weit ausgedehnt als aussen.

Das Supraangulare ist der äussere Deckknochen der hinteren Hälfte des Unterkiefers, nimmt aber nie dessen gesamte Aussenfläche ein, sondern wird von deren Unterrand entweder wie bei den *Placodonten* durch das Angulare oder

bei höherer Spezialisierug durch das verlängerte *Spleniale* abgedrängt. (Fig. 12) Bei den Placodonten ist es klein, da ja der ganze hintere Abschnitt im Gegensatz zu anderen Typen verkürzt ist. Bei Placochelys (Fig. 11) ist in seiner Umgrenzung und seinem Lageverhältnis zu dem Angulare, Complementare und dem Articulare klargestellt, bei *Placodus* konnte ich leider nur die Fig. 10 verzeichneten Grenzen feststellen. Bei der sonstigen diesbezüglichen Übereinstimmung und nahen Verwandtschaft von Placodus und *Placochelys* ist der Unterschied in der Grösse und Lage dieser Teile zunächst sehr auffallend, erklärt sich aber wohl schliesslich aus der übermässigen Ausdehnung des Complementare bei *Placochelys.* Jedenfalls wüsste ich den über dem Angulare bei Placodus liegenden Knochen nicht anders aufzufassen, als es Fig. 10 geschehen ist.

Für das Complementare (C) bleibt dann bei *Placodus* (Fig. 10) freilich nur ein kleiner Raum übrig im Verhältnis zu *Placochelys*, wo dieses Element in der Seitenansicht das grösste des Unterkiefers wird.

Im Vergleich zu anderen Reptilien ist es freilich auch bei *Placodus* in normaler Grösse angelegt. Zum Zermalmen von Muschelschalen mag aber bei den *Placodonten* eine sehr starke Muskulierung des Unterkiefers nötig gewesen sein und sich am stärksten in der Kräftigung des Kronfortsatzes ausgeprägt haben. Es erscheint mir sonstigen Änderungsprozessen konform, dass sich an dieser Verstärkung zunächst bei Placodus alle benachbarten Teile und namentlich das Dentale beteiligen (Fig. 10), bei weiterer Entwickelung sich aber dasjenige Element am stärksten kräftigte und vergrösserte, das allgemein zur Bildung des Kronfortsatzes praedisponiert erscheint. Man muss bei solchen Umbildungsprozessen erwägen, dass ihre phylogenetisch fortschreitende Spezialisierung ontogenetisch immer von einer primitiven und deshalb normaleren Grundlage ausgeht. So erklärt sich meines Erachtens, dass das Dentale bei *Placochelys* wieder auf das normale Mass reduziert ist, und das Complementare die ausschliessliche Bildung des Kronfortsatzes übernommen hat. Die aufwärts gerichtete Verlängerung des Dentale bei *Placodus* war also nur ein vorübergehendes Aushilfsmittel, das die Schnelligkeit der Anpassung der Placodonten an die Muschelnahrung drastisch illustriert, und dadurch auch morphogenetisches Interesse gewinnt.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich bei *Placochelys* von dem Complementare ein besonderes Element separierte und in horizontaler Richtung zwischen dem Dentale unnd Interangulare eine Verbindung herstellte. Dasselbe ist von Georg Baur[1] auch bei einigen Schildkröten nachgewiesen und wohl auch anderwärts gelegentlich zu bemerken Es scheint mir aber nur innerhalb kleiner Gruppen Konstanz zu haben und deshalb kein wesentliches Element des Unterkiefers zu sein. Ich nehme an, dass es sich als unterer innerer Teil des Complementare gesondert hat. Mit der Annahme, dass dessen Anlage auf labiale Elemente zurückzuführen ist, würde seine Variabilität und gelegentlich Ausbildung als zwei Stücke leicht verständlich sein.

Das Articulare (Jag), das nach der obiger Auffassung bei allen Wirbeltieren den hinteren Teil des Meckelschen Knorpels bilden würde, behält sich zunächst die ausschliessliche Bildung des Kiefergelenkes vor, dessen knorplige Anlage und späte Ossifizierung dem Wachstum und der dauernden Funktion des Unterkiefers die geringsten Schwierigkeiten bereiten mochte. Nach der morphogenetischen Kon-

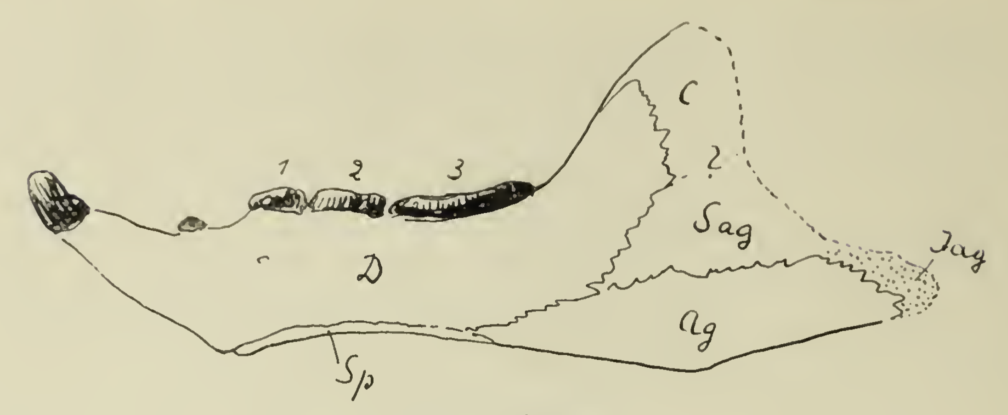



Fig. 10 a. *Placodus.*

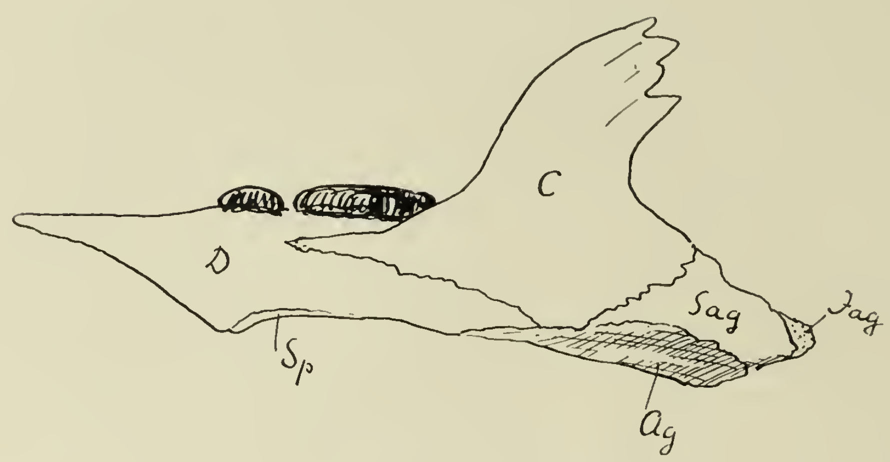



Fig. 11 a. *Placochelys.*

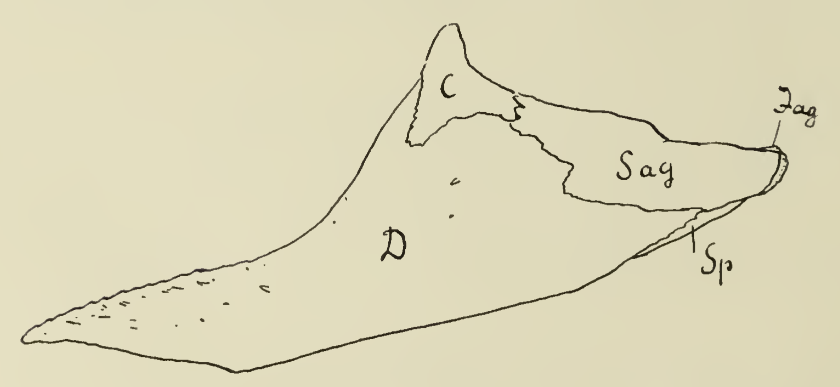



Fig. 12 a. *Trionyx.*

Fig. 10—12. Unterkiefer von *Placodus, Placochelys, Trionyx.* Aussenseite.

*D* Dentale, *Sp* Spleniale, *C* Complementare, *Sag* Supraangulare, *Jag* Articularc.

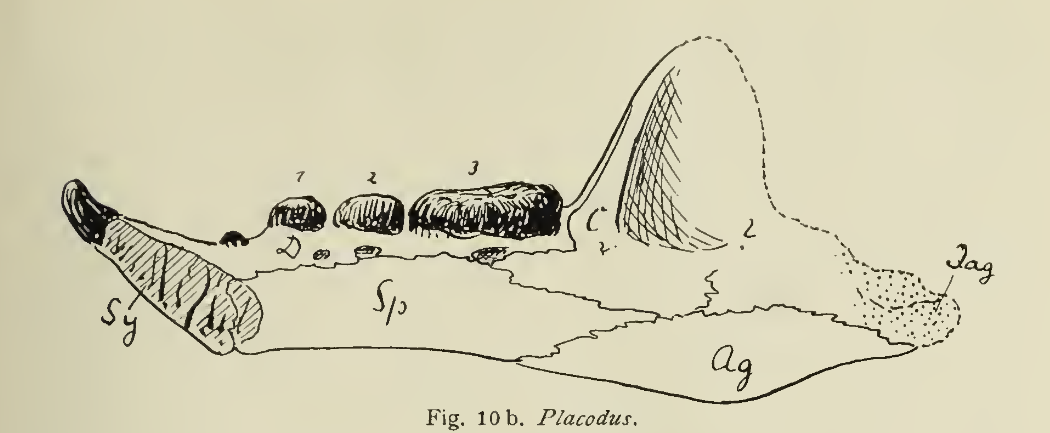



Fig. 10 b. *Placodus.*

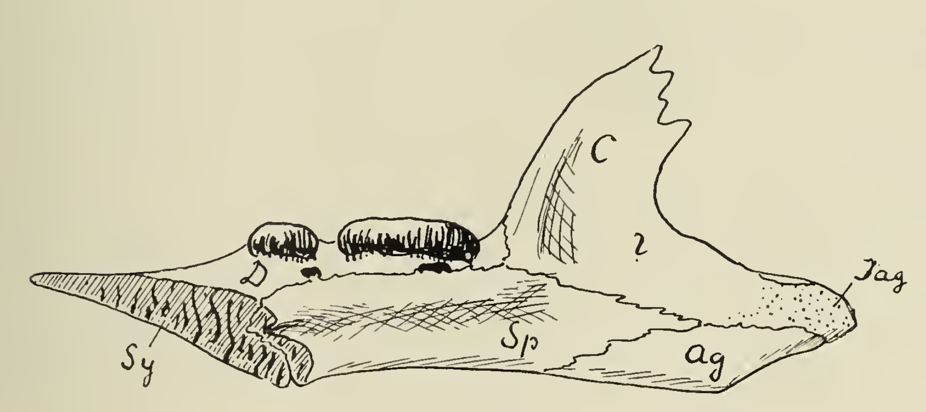



Fig. 11 b. *Placochelys.*

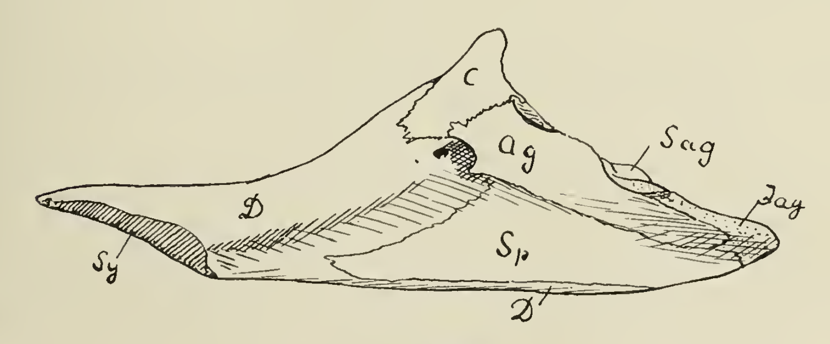



Fig. 12 b. *Trionyx.*

Fig. 10—12. Unterkiefer von *Placodus, Placochelys, Trionyx.* Innenseite.

*Ag* Angulare, *Sag* Supraangulare, *Jag* Articulare, *Sy* Symphyse, *D* Dentale, *Sp* Spleniale, *C* Complementare.

solidierung der beteiligten Faktoren wurden schliesslich auch die Deckknochen, namentlich das Supraangulare an der Bildung der Gelenkfläche beteiligt. Hier bei Placochelys, wo sich seine Form und Lage ziemlich klarstellen liess, bildet nur das Articulare, das Gelenk u. zw. im Zustande normaler Verknöcherung. An der Aussenseite (Fig. 11a) nur wenig hervortretend, ist es einwärts stärker ausgebreitet und sendet einen Fortsatz nach vorn, der den Oberrand des Angulare eine Strecke weit begleitet. Dann hatte auch hier leider die Beobachtung ihre Grenze. Bei *Placodus* (Fig. 10) habe ich die Form und Lage des Articulare lediglich rekonstruiert. In allen Figuren habe ich das Articulare punktiert, um es als Element des Innenskelets gegenüber den Deckknochen hervorzuheben. Bei anderen Reptilien, wie z. B. den Schildkröten (Fig. 12) verhält sich dasselbe etwa ebenso wie bei den *Placodonten.* Bei den Crocodilen ist dagegen das Articulare sehr viel stärker ausgebreitet bei der Formung des Gelenkes, an das aussen das Supraangulare herantritt. Nach vorn verlängert sich das Articulare in einen stielförmigen Fortsatz, der sich unten in die Hohlrinne der Deckknochen einlegt. Es scheint mir sehr bemerkenswerth, dass derselbe vorn plötzlich endet mit einer Fläche, die durchaus den Eindruck einer Knochengrenze macht, und dass über diese Grenzstelle hinaus eine Rinne in den Deckknochen die unverkennbar deutliche Fortsetzung des Meckelschen Knorpels anzeigt — allerdings hier in unverknöchertem Zustand.

Ich empfehle den Anatomen eine nähere Klarstellung der Frage, ob hier lediglich eine Grenze von Knochen gegen Knorpel vorliegt, oder wie es mir scheint, eine Sonderung eines vorderen Abschnittes des Meckelschen Knorpels von dem hinteren, und damit also eine Erhaltung des Intradentale, das wir bei Acanthodes (Fig. 8) noch ganz selbständig fanden, und dessen primäre Bedeutung auch sonst aus der Sonderung der hinteren und vorderen Paare von Deckknochen zu vermuthen war.

Die Muskulirung des Unterkiefers muss äusserst kräftig, für Reptilien jedenfalls aussergewöhnlich stark gewesen sein. Die von dem Kronfortsatz ausgehende Fläche breitet sich ohne jede Unterbrechung über den grösseren Teil der äusseren Seitenfläche aus (Taf. I, Fig. 2) bis an einen verdickten bogigen Rand, dessen unterster Teil fast die Unterkante des ganzen Kiefers erreicht. Diese ganze grosse Fläche muss offenbar einen einzigen Muskel aufgenommen haben, dessen untere Ansatzstelle eben der verdickte rauhe Bogenrand unter dem Kronfortsatz bildete. Dieser Hauptmuskel kann der Masseter nicht gewesen sein, da offenbar äussere Bündel von Muskeln noch über jenes Blatt hinausgriffen. Das wird dadurch mehr als wahrscheinlich, dass der Unterkiefer einen typischen Winkelfortsatz am hinteren Unterrand und zwischen diesem und der erstgenannten Bogenkante noch eine weitere Erhabenheit erkennen lässt. Daraus lässt sich schliessen, dass hier der Masseter von *Placochelys* ansass und also wie bei stark kauenden Säugetieren in ein äusseres und ein inneres Blatt zerlegt war. Die pars interna des Masseter, die an der flachen Kante bei *Ag* der Fig. 2, Taf. I ansass, musste überdeckt sein durch eine pars externa, die an dem Winkelfortsatz befestigt ihren Halt hatte. Die oberen Enden dieser beiden Muskelblätter werden sich offenbar wie bei Säugetieren an der äusseren Unterkante des Jochbogens angesetzt haben. Jedenfalls mussten sie beide das grosse Muskelblatt bedecken, das unterhalb des Kronfortsatzes an dem bogigen Unterrand des Complementare angesessen haben muss.

Wenn wir auch hier einen Rückschluss von den Säugetieren[1] auf unsere Form machen dürfen, so würde anzunehmen sein, dass dieser grosse Muskel der Temporalis war und seine obere Ansatzstelle an der Innenseite des Jochbogens hatte, da ja auch bei *Placochelys* an kräftiger Ausbildung dem der Raubtiere nicht nachstand. Ausgeschlossen scheint mir freilich nicht, dass innere Teile dieses Muskels bei der schrägen Stellung des Kronfortsatzes bis an das Schädeldach, d. h. die seitliche Unterkante der Parietalien heraufreicht. Jedenfalls ist die grosse Ausdehnung dieses Muskels sehr charakteristisch für die Placochelyden schon deshalb, weil wesentlich wohl durch die Leistung der ungemein kräftigen Bissfunction das Zerknacken von Muscheln ermöglicht wurde.

Die relativ plötzliche Anpassung an diese extreme und für Reptilien ungewöhnliche Function mag erklären, dass der Processus coronoideus des Unterkiefers hier so enorm entwickelt wurde und dass im besonderen als Mittel zu dieser einseitigen Kräftigung lediglich der nächstliegende Stützknochen, das Complementare benützt wurde. So wurde dieses ganz aussergewöhnlich gross und kräftig.

An der Innenseite des Unterkiefers finden sich am Hinterrande Rauhigkeiten, die als Ansatzstellen innerer Kiefermuskeln anzusehen, die wohl als Pterygoideus zu deuten sind. Es ist auch anzunehmen, dass sie ihren proximalen Ansatz an den absteigenden Aussenseiten der Pterygoidea fanden.

Die am Hinterrand des Unterkiefers weit hinter das Gelenk vortretende Ecke hat offenbar dem Abductor mandibulae zum distalen Ansatz gedient. Derselbe muss aber seinen Ansatz auf der Innenfläche gehabt haben, da aussen auf dieser Kieferecke kleine Knochenbuckel ansassen (Taf. I, Fig. 2; Taf. II, Fig. 2). Das obere Ende dieses den Unterkiefer abwärts bewegenden Hebels dürfte wohl seinen Stützpunkt am oberen Ende des Quadratum gehabt haben, da dessen Hinter- und Innenfläche keinerlei Rauhigkeiten aufweist (Taf. II, Fig. 2).

Durch diese nicht nach allen Seiten gerichtete Muskulirung wird der Unterkiefer auch ein bedeutendes Maass horizontaler Bewegungsfähigkeit erlangt haben, die dem Tier eine mahlende Bewegung seiner breiten Kauflächen ermöglichte. Schon die einseitige Abnützung der Gebisse alter Individuen deutet auf eine bedeutende Bewegungsfreiheit des Unterkiefers.

## DIE BEZAHNUNG DER PLACODONTEN

lohnt eine besondere Betrachtung, da sie sich in auffälliger Weise von der aller übrigen Reptilien entfernt und einen Typus für sich bildet.

Der äussere Eindruck der breiten meist schwarz glänzenden Zähne schien ihren ersten Entdeckern Grafen Münster und Louis Agassiz für Tetrapoden so fremdartig, dass sie glaubten, für ihre Träger nur bei den Fischen verwandte Formen suchen zu dürfen, und die Placodonten zu den Ganoiden stellten

Die Verteilung der Zähne habe ich bereits bei Betrachtung der Gaumenfläche und des Unterkiefers besprochen. Es kommt mir nun darauf an, ihre allgemeinen odontologischen Eigenschaften hervorzuheben.

[1] Vergl. C. Toldt: Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei den Säugetieren und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben; Sitzungs-Ber. d. k. k. Acad. d. Wiss. Wien, 1905.

Was zunächst die Form der Zähne betrifft, so ist es schwer, für sie einen einheitlichen Typus aufzustellen, da sich innerhalb des Gebisses drei Zahnformen scharf unterscheiden: 1. die oberen und unteren Schneidezähne; 2. die maxillaren Randzähne des Oberkiefers und 3. die palatinalen Gaumenzähne des Oberkiefers, sowie die ihnen gleichartigen Hinterzähne des Unterkiefers. Die Schneidezähne, wenigstens in der typischen Ausbildung, wie sie bei *Placodus* vorliegen, lassen sich auf die Form eines Zylinders zurückführen (Fig. 13), dessen einwärts gewendete Kronenfläche eingebogen ist. Die schmale quer ovale Oberfläche ist gerundet, nicht zugespitzt, wie bei dem sonst sehr ähnlichen Vorderzahn von *Tholodus* (Fig. 16). Gegen den Sockel hin verdickt sich die Krone nur wenig; der Sockel ist nicht hoch, er steigt als Hohlzylinder senkrecht auf, zeigt aber unten vertikale Einfaltungen, wie sie sich bei den meisten Reptilien finden.

Der zweite Typus, der durch die Zähne der Maxille repräsentiert wird und in ähnlicher Form allen *Placodonten* zukommt, zeigt einen niedrigen Sockel und eine halbkugelige Krone. Der Sockel erhebt sich unmittelbar von der Oberfläche der Maxille, ist also nicht in eine Grube derselben eingesenkt. Im allgemeinen ist der Umriss dieser Zähne kreisförmig, aber bisweilen oval, wie in Taf. III, Fig. 1, oder unregelmässiger, wie an der linken Maxille des Taf. IV abgebildeten Schädels von *Placodus*, wo sich ein vorderer, stärker gewölbter Teil von einem hinteren flacheren Teil abhebt. Dass der vorderste, nur gelegentlich beobachtete Zahn der Maxille (Taf. IV) wahrscheinlich als rudimentärer Eckzahn aufzufassen sei und als solcher mit einem auch nur gelegentlich vorkommenden kleinen Vorderzahn des Unterkiefers (Fig. 10 *a, b*) korrespondirt, habe ich bereits betont. In der Form ordnet sich dieser Zahn des Ober- und Unterkiefers dem Typus der maxillären Zähne unter.

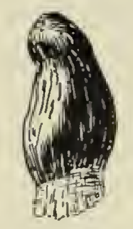


Fig. 13. Vorderzahn von *Placodus* aus dem unteren Muschelkalk von Rüdersdorf, links die eingebogene Innenfläche der Krone. Nat. Gr. (Origin. Geolog. Landes-Anstalt Berlin.)

Den dritten Zahntypus repräsentierten einerseits die grossen Palatinalzähne der Gaumenfläche (Taf. III, Fig. 1, Taf. IV, Textfiguren 2 bis 4) und andererseits die hinteren 2—3 Zähne des Unterkiefers, die ihre Kaufunktion wesentlich gegenüber den grossen Gaumenzähnen entfalten und deshalb diesen entsprechend gekräftigt sind. Da eigentlich das bezahnte Dentale dem Maxillare als äusserer Kieferdeckknochen entspricht, so hätte bei entsprechender Bezahnung des Unterkiefers das Dentale eigentlich Zähne des vorhergenannten maxillären Typus tragen dürfen, und dem Palatinum gegenüber hätte das Spleniale eine innere Zahnreihe des dritten breiten Typus entwickeln sollen, wie ja auch anderwärts das Spleniale neben dem Dentale eine innere Zahnreihe trägt. Dass diese Homologie der Bildung hier nicht eintrat, beweist, dass der Unterkiefer sich bereits bei den Vorfahren der *Placodonten* in der normalen Weise spezialisiert hatte, d. h. nur mehr auf dem Dentale Zähne trug. Dieser Umstand deutet aber auch an, dass die Ausbildung der palatinalen Zähne bei den Placodonten erst relativ spät, und wahrscheinlich bei dem Übergang zur Muschelnahrung eintrat.

Die Kaufläche der Zähne zeigt bei *Placodus* die stärkste Erhebung am Aussenrand und eine konkave Einbiegung der Oberfläche innerhalb der äusseren Erhebung. Das ist an den Schneidezähnen sehr deutlich zu sehen (Fig. 13), aber auch an den maxillaren Zähnen (Taf. IV) noch klar genug zu bemerken. An den sehr verbreiterten Gaumenzähnen verschwindet diese Erscheinung naturgemäss,

aber an den beiden vordersten palatinalen Zähnen der Taf. IV ist sie noch zu erkennen und an dem zweiten der rechten Bildseite ist wenigstens die mittlere Einsenkung noch zu beobachten. Bei Cyamodus und Placochelys hat sich diese Grundform mehr verwischt, indessen ist sie z. B. an OWENS Abbildungen von Cyamodus selbst an dessen grössten Zähnen noch festzustellen. Wir werden damit

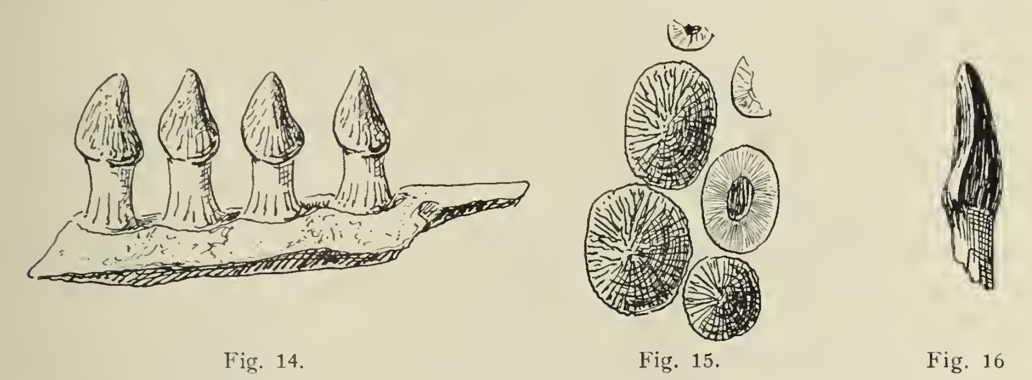


Fig. 14. Fig. 15. Fig. 16

Fig. 14—16. Verschiedene Zahnformen von *Tholodus* aus dem unteren Muschelkalk von Freiburg. Thür.

Fig. 14. Maxilläre Zähne. — Fig. 15. Hinterzähne des Unterkiefers z. T. mit abgebrochener Krone wobei die Pulpa und das Dentin sichtbar wird. — Fig. 16. Ein Schneidezahn in seitlicher Ansicht, links die Innenseite.

unwillkürlich auf solche Reptilien als Stammformen der *Placodonten* verwiesen, bei denen die Zähne den angedeuteten Charakter in typischer Weise zeigen. Das sind Formen wie Diadectes, Empedias und Bolosaurus, die sich in fluviatilen oder litoralen Ablagerungen des nordamerikanischen Perms gefunden haben.

Eine *Skulptur* der Zahnoberfläche ist nur schwach ausgebildet; sie macht sich geltend in einer rilligen Oberfläche der konkaven Innenfläche der Vorder-

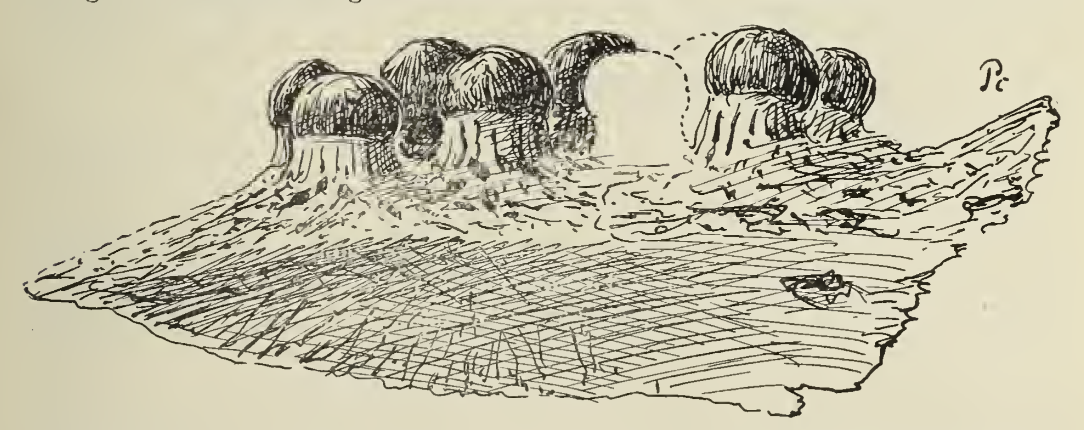


Fig. 17. Ein bezahntes Dentale von *Tholodus*, dessen vorderes Ende (links) offenbar abgebrochen ist; rechts das zum Processus coronoideus aufsteigende Ende des Dentale. Unterer Muschelkalk. Freiburg. Thüringien. Orig. Mus. Berlin.

zähne und einer radialen Skulptur aller hinteren Zähne. Dieselbe ist sowohl an den Taf. IV. dargestellten Gaumenzähnen, wie an den Taf. III abgebildeten Unterkieferzähnen zu bemerken, und wesentlich schärfer an einigen von OWEN abgebildeten Zähnen ausgeprägt. Die noch nicht benützten Ersatzzähne oder eben durchgebrochenen Zähne zeigen diese Skulptur natürlich viel deutlicher, als die bereits

abgekauten Zähne. In phylogenetischer Hinsicht gewinnt diese Radialskulptur insoferne Interesse, als sie bei Tholodus wesentlich verstärkt ist und bei den Nothosauriern durch eine regulierte Längsstreifung der Zähne vertreten wird. Da gerade die Zähne von Tholodus in ihrer Form, Skulptur und Struktur die nächste Verwandtschaft mit denen von Placodus zeigen, so habe ich in beistehenden Figuren verschiedene Zahntypen maxillärer und vorderer Zähne gezeichnet, deren Originale sich teils im Museum für Naturkunde (Fig. 14, 16, 17) teils in der Sammlung der geologischen Landesanstalt (Fig. 15) zu Berlin befinden.

In histologischer Hinsicht zeigen die *Placodonten*-Zähne einen sehr einfachen Bau, insofern die drei Substanzen Pulpa, Dentin und Schmelz aus ganz gleichförmigen Elementen zusammengesetzt sind. Das allgemeine Verhältnis der Zahnsubstanzen wird durch die beistehenden Figuren 18 A und B entsprechend einem schon von R. Owen gezeichneten Bilde [1] gekennzeichnet. Die Pulpa ist je nach der Form der Gaumen- oder Vorderzähne breit oder schlank, das Dentin und der Schmelz ziemlich dick und ungefähr gleichmässig verteilt.

Der histologische Bau der Placodontenzähne hat, wie gesagt, schon bei Owen Beachtung gefunden, der eine dichte Dentinschicht und über dieser eine ziemlich dicke Schmelzkappe nachwies.

Durch die Figuren 18 A—C habe ich versucht, den feineren Bau der Teile klarer zu stellen. Von dem Inhalt der Pulpa ist wie gewöhnlich, wo sich nicht sekundäres Dentin darin gebildet hat, nichts erhalten. Die Umgrenzung der Pulpa zeigt aber hier insoferne eigenartige Verhältnisse, als ihr Oberrand (Figur 18 C) deutliche Resorptionserscheinungen auf Kosten des Dentins aufweist. Das steht damit im Einklang, dass fast unter jedem Zahne ein Ersatzzahn liegt, und zu dessen Gunsten der ältere von der Pulpa aus resorbiert wird. Um zu zeigen, dass hier kein histologisches Novum vorliegt, bilde ich beistehend den Zahnersatz bei einem *Nothosauriden* (*Simosaurus*) ab, bei dem ich sowohl eine seitliche Resorption der Zahnwurzel durch den andrängenden Ersatzzahn, wie auch eine direkte Unterhöhlung desselben von seinem Pulpalraum aus beobachtet habe.

Figur 18 B zeigt eine Grenzpartie des Dentins und des Schmelzes von dem Fig. 18 A abgebildeten Vorderzahn von Placodus in fünffacher Vergrösserung, in der der Durchmesser der sehr feinen Dentinröhrchen etwa $\mu$ beträgt. Man bemerkt in diesem Bilde den nahezu parallelen Verlauf der Dentinröhrchen, bei denen ich nur selten in diesem äusseren Teile des Dentins eine Gabelung bemerke. Unmittelbar unter der Schmelzgrenze zeigt sich dagegen eine vielfache strauchartige Verzweigung neben einer blinden Endigung anderer in ihrem Innern kaum verdünnten Röhrchen. Ich bringe diese, auch sonst vielfach von mir beobachtete, unnatürliche Endigung und Zersplitterung der Dentinröhrchen an der Schmelzgrenze damit in Zusammenhang, dass der Schmelz vom Epithel aus offenbar durch Einschmelzung der äussersten Dentinzone entstanden ist, dass dabei die äusseren Enden der Dentinröhrchen zerstört und ihre späteren Enden an der Schmelzgrenze zu pathologischen Zergabelungen geführt worden. So liegen die Dinge wenigstens bei primitiver Ausbildung des Schmelzes und seiner Grenze gegen des Dentin. Dass vielfach noch einzelne pathologisch erscheinende Dentinröhrchen in die Schmelzschicht hineinragen, eine Erscheinung, die Tomes sogar noch unter den Säugetieren bei Marsupialiern

[1] R. Owen l. c.

und Nagern beobachtet hat, erklärt sich danach als eine unvollkommene Zerstörung der Dentinröhrchen innerhalb der Einschmelzgrenze. Ich hoffe demnächst Gelegenheit zu haben, das ziemlich umfangreiche Beweismaterial für diese Auffassung des Schmelzes darlegen zu können.

Dass hier bei den *Placodonten* keine Dentinröhrchen mehr in den Schmelz eindringen, zeigt, wie energisch hier die Schmelzbildung war. Aus Fig. 18 B ist die innere Struktur des Schmelzes nur insofern ersichtlich, als deren Schichtung in vielen Lagen eben noch kenntlich wird. Um diese Schichtung und die prismatische Absonderung des Schmelzes innerhalb dieser Lagen klarer zu zeigen, wäre

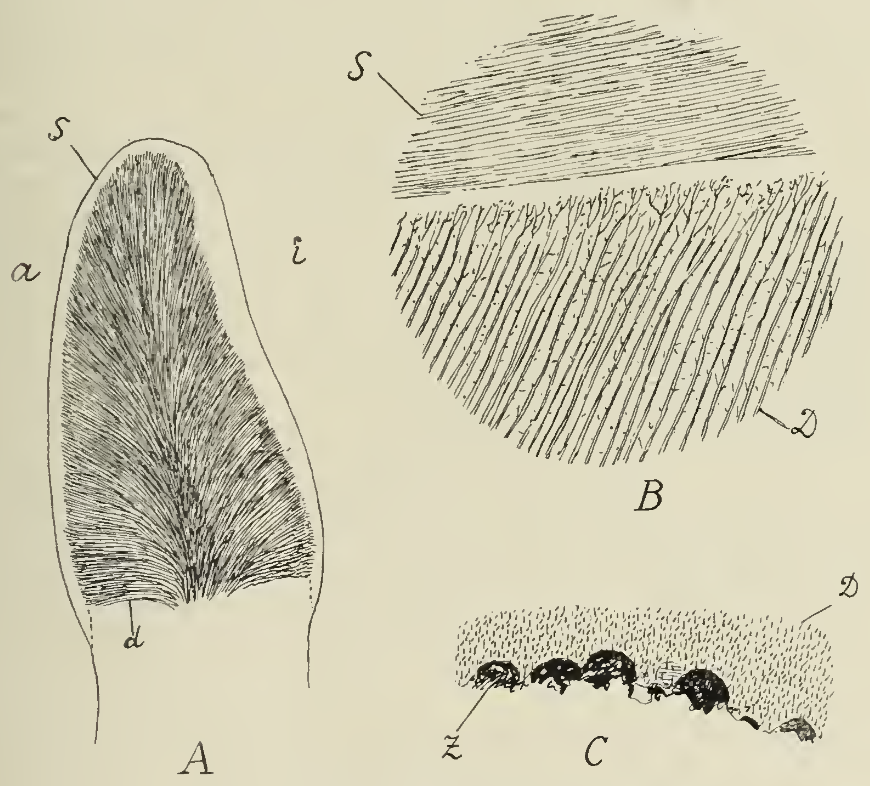



Fig. 18. Bilder der Zahnstructur von *Placodus*.

*A* Längschnitt durch die Krone eines Schneidezahnes, *a* aussen, *i* innen, *d* Dentin, *S* Schmelz.
*B* Die Grenzzone zwischen Dentin (*D*) und Schmelz (*S*).
*C* Absorptionshöhlen (*Z*) an der inneren Grenze des Dentins (*D*), die Punkte darin sind quer geschnittene Dentinröhrchen.

eine farbige Reproduktion des Bildes im polarisierten Licht nötig, die ich bei anderer Gelegenheit bringen will. Hier genügt es wohl, zu bemerken, dass ich bei dem Fig. 18 abgebildeten Zahn etwa übereinander liegende Schmelzlagen bemerke, und dass innenhalb dieser die Prismen fast so dick wie die Lagen und damit die Prismen selbst hoch sind. Während die Schmelzlagen eine gewisse Periodizität der Schmelzwachstums kennzeichnen, entspricht ihre prismatische Querstruktur der histologischen Anordnung der Epithelzellen, von denen die Anlage der Schmelzprismen ausgeht.

Hervorzuheben ist dabei noch, dass die Dentinröhrchen in den breiten Backzähnen viel feiner und dichter sind als in den schlanken Vorderzähnen (Fig.

18 A). Dieser Differenz entspricht vermutlich eine grössere Elastizität der vorderen und eine grössere Härte und Dichtigkeit der hinteren Zähne, die wohl den verschiedenen Funktionen dieser Zahntypen sehr zu statten kam.

An den oberen Schneidezähnen ist der Schmelz innen etwas dicker als aussen. Es ist dadurch offenbar die konkave Fläche verstärkt, gegen die beim Biss die Schneidezähne des Unterkiefers anstiessen (Fig. 18 A rechts). Die dunkle Färbung der Placodontenzähne beruht wohl weniger auf einer Imprägnation des glänzenden Schmelzes, als auf dessen geringer optischer Durchlässigkeit und vielleicht auch darauf, dass die Dentinröhrchen ausserordentlich dicht und bei der Fossilisation zumeist mit Eisensalzen injiziert sind. Auch andere Zähne erscheinen mehrfach dunkel gefärbt. Etwas Auffälliges liegt hier auch in ihrer Breite, die ihre Farbe stärker hervortreten lässt.

*Tholodus*-Zähne zeigen histologisch den gleichen Bau wie die *Placodus*-Zähne. An einem mir vorliegenden Schliff eines grossen *Tholodus*-Zahnes von Rüdersdorf (Orig. Mus. Berlin) zeigt sich nur eine feinere Verzweigung der Enden der Dentinröhrchen, aber dieser Unterschied dürfte seine naheliegende Erklärung darin finden, dass der Erhaltungszustand hier ein besonders günstiger ist, und deshalb die Dentinröhrchen bis in ihre feinsten Verzweigungen erhalten sind. Als äusserer unerheblicher Unterschied kommt allerdings hinzu, dass die Oberfläche des Dentins wie des Schmelzes hier nicht glatt, sondern der stärkeren Saulptur der Oberfläche entsprechend bogig verläuft.

Einwärts und rückwärts von jedem Zahn findet sich eine Grube, die in eine «*Zahnkaverne*» führt, innerhalb deren sich der Ersatzzahn bildet. An dem Dentale von Placodus (Taf. III, Fig. 4) sind diese Kanäle und die Kavernen besonders gut zu sehen. An den Gaumenflächen z. B. Taf. III und IV sind dieselben innerhalb der Zähne an deren Basis im Knochen meist zu bemerken, soweit sie nicht, wie z. B. an den Maxillen, durch benachbarte Zähne etwas verdeckt werden.

Innerhalb der Praemaxillen verschmelzen diese Zahnkanäle zu wurmförmigen Einsenkungen, von denen aus sich die vertieften Kanäle zu den einzelnen Zahnkavernen einsenken (Taf. IV).

Hinsichtlich der Befestigung der Zähne ist der Umstand sehr bemerkenswert, dass die Backzähne akrodont, die Schneidezähne aber, wie man gewöhnlich sagt, thekodont sind. Die Backzähne sind mit ihrem ganzen Sockel den Kieferknochen (Maxilla, Palatinum, Dentale) breit aufgewachsen und erheben sich von ihrer Befestigungsfläche aus frei über den Kieferknochen. Das sind die typischen Kennzeichen acrodonter Zähne. Die vorderen Schneidezähne sind dagegen mit einem Zahnsockel, den man gewöhnlich als Wurzel bezeichnet, in Gruben der Praemaxillen, bezw. der Dentale eingesenkt. An der Gaumenfläche Taf. IV sind beide Formen der Bezahnung neben einander zu bemerken. Von den Backzähnen sind einige abgebrochen, so, dass man ihre breiten Aufwachsungsflächen auf den Kieferknochen sieht. Die Vorderzähne sind zwar bis auf den innersten der linken Schädelhälfte, der verletzt und unregelmässig nachgewachsen ist, sämtlich ausgefallen, aber ihre tiefen Gruben sind deutlich zu erkennen. Trotzdem aber diese Zähne mit einer Wurzel in einer Zahngrube sassen, sollte man ihre Befestigungsart doch nicht schlechtweg als «thekodont» bezeichnen.

Es dürfte als das Normale anzusehen sein, dass bei Reptilien die Zähne trotz einer Umwallung ihres Sockels oder einer Einsenkung desselben in eine Grube,

an deren Grunde akrodont befestigt bleiben. Das ist bei den typisch thekodonten Zähnen der Säugetiere nicht der Fall, wo der Zahn entweder durch seine Wurzel vollständig abgeschlossen ist gegenüber seiner Unterlage (brachyodonte Zähne), oder durch sekundäre Offenhaltung der Wurzel (hypselodonte Zähne) zwar keinen Abschluss der Pulpa, aber auch eine völlige Unabhängigkeit gegenüber dem Kiefer behält.

Zu einem ähnlichen Stadium scheinen freilich auf direktem Wege auch die hochentwickelten Reptilien wie z. B. die *Krokodile* gelangt zu sein, aber im allgemeinen scheinen die sogenannten thekodonten Reptilienzähne innerhalb der Theka ihre akrodonte Befestigung gewahrt haben. Das gilt nicht nur für die Schneidezähne der Placodonten, sondern gilt sogar auch für *Ichthyosaurier,* mindestens für einen Teil ihrer Vertreter. Es wäre auch schwer einzusehen, wie sonst z. B. die Ichthyosaurierzähne einen genügenden Halt hätten haben sollen, da sie in Rinnen des Kiefers standen, ohne durch Querwände gesondert und befestigt zu werden.

Ich möchte hiernach vorziehen, die Befestigungsarten der Zähne nach folgendem Schema terminologisch zu ordnen:



Fig. 19.
Die Bildung der Ersatzzähne bei Simosaurus aus dem oberen Muschelkalk. Natürliche Grösse, schematisch.

I. *Stephanodonte* Zähne, wie sie die Sphenodonten, Coccosteiden und Störe tragen, wobei die äussere Individualisierung einzelner Zähne eigentlich nur als Kerbung des Kieferrandes hervortritt.[1] Es erscheint übrigens nicht unmöglich, dass in einer derartigen Ausbildungsform nicht das primitivste, sondern ein Rückbildungsstadium acrodonter Zahnanlagen vorliegt, die dann mit dem Kieferknochen sekundär verschmolzen wären.

II. *Epiodonte* Zähne, die histologisch individualisiert, d. h. vom Kieferknochen durch besondere Struktur gesondert, aber doch basal mit ihm verwachsen sind. Als Modifikationen dieses in seinem inneren Bau pulpodentinösen oder vasodentinösen Typus kann man unterscheiden:

*a)* akrodonte Zähne, die sich unmittelbar von der Oberfläche des Kieferknochens erheben und mit ihr fast verwachsen sind;

*b)* pleurodonte Zähne, die mit schiefer Aufwachsungsfläche befestigt sind (cf. Eidechsen und praedentate Dinosaurier);

*c)* «bothrodonte» Zähne (βοθρος Grube), deren Anwachsungsstelle in einer Grube liegt (z. B. Vorderzähne von Placodus, Tholodus und Nothosaurierzähne);

*d)* «taphrodonte» Zähne, (ταφρος Graben) die in einer Reihe und gemeinsamer Rinne stehen (cf. Ichthyosaurier, Crocodilier s. T.)

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass sich innerhalb des bothrodonten Typus die vollständige Ablösung der Zähne zum Typus des Säugetierzahnes am leichtesten bilden konnte und also wohl der

III. thecodonte Zahntypus aus dem bothrodonten hervorging, bei dem der Zahn eine gänzlich abgeschlossene Einheit bildet und in einer Grube des Kiefers eingekeilt ist. Von dem bothrodonten Typus hat sich der thecodonte offenbar schon

[1] O. Jaekel: Über Coccosteus und die Organisation der Placodermen; Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin.

innerhalb der Reptilien abgezweigt, dürfte aber bei den uns bekannten typischen Säugetieren erst entstanden sein, nachdem sich diese von älteren Reptiltypen separiert hatten.

Die Zähne der Säugetiere sind durch ihre fingerförmigen Wurzelausläufer oder durch Biegungen einfacher Wurzeln so im Kieferknochen eingekeilt, dass sie sich beim Biss nicht bewegen und deshalb auf eine basale Befestigung verzichten konnten. Auch für die hypselodonten Zähne trifft das zu, die in ihrer Längsaxe sehr gekrümmt oder durch Leisten der Aussenwand in entsprechenhen Furchen des Kieferknochens fest eingekeilt sind

IV. Der *hyperodonte Typus* wird durch die eigenartige Bezahnung der Haifische repräsentiert, bei denen die Zähne mit den Wurzeln frei auf dem Kieferknorpel ruhen und nur durch Bindegewebe mit ihm befestigt sind. Dieser Typus geht aber weder aus dem Schuppentypus, wie Gegenbauer meinte, hervor, noch ist er dem Typus der freien Zähne, wie sie die Säugetiere haben, gleichzusetzen. Diese Bezahnungsform geht vielmehr hervor aus dem Zerfall der breiten Zahnplatten der Chimaeroiden und Trachyacanthiden, die sich aus stephanodont bezahnten Deckknochen der Kiefer spezialisiert haben. Die Haifischzähne bilden also einen Typus für sich, den man dem epiodonten Typus gleichsetzen, oder als wesentliche Modifikation desselben betrachten kann.

---

Wenn wir obige Einteilung der Bezahnungsformen annehmen, reduziert sich der terminologische Gegensatz zwischen den Schneidezähnen und den Backzähnen nen der Placodonten auf ein geringeres und natürliches Mass. Beide Zahnformen sind epiodont, und innerhalb dieses Typus die breiten Backzähne akrodont, die spitzeren und deshalb leichter zum Abbrechen disponierten Vorderzähne bothrodont d. h. innerhalb einer Grube akrodont.

Die zum Abreissen und Stossen aptierten Schneidezähne sind wie diejenigen der Nagetiere eben tiefer im Knochen befestigt, als die Backzähne, die hier nur zu vertikalem Druck beim Zerknacken der Muscheln dienen.

Der ***Zahnersatz*** ist öfters bei Placodus bemerkt worden. Man findet bei Brüchen durch bezahnte Knochenstücke fast regelmässig einen Ersatzzahn unter dem funktionierenden. Ein Querschnitt zeigt dann unter jedem Zahne eine Höhlung, die etwas grösser ist als dieser, weil der in ihr entwickelte Ersatzzahn ja selbst grösser ist als der ältere, den er ersetzen soll (vergl. Fig. 3 u. 4 p. 16).

Wie bei allen Formen, deren einzelne Zähne eine bestimmte Position haben, erfolgt auch deren Ersatz unmittelbar unter den vorangegangenen, so dass sich beim Zahnwechsel die Gebissform und deren Funktion nicht ändert. Bei der Breite der hinteren Placodontenzähne muss die Unterhöhlung der alten Zähne so beträchtlich sein, dass diese wie ein Gewölbe auf dem Kieferknochen ruhen. Die Ernährung des Ersatzzahnes erfolgt durch den grossen Zahnkanal, durch den die Pulpa solcher grossen Zähne in Verbindung mit der Mundschleimhaut und den Gefässen steht. Diese Zahnkanäle sind in der Regel medial neben jedem Zahne zu bemerken, sowohl an der Gaumenfläche (Taf. IV), wie an der Innenwand des Unterkiefers (Taf. III, Fig. 4). Sie führen in die genannte «Zahnkaverne», in der der Ersatzzahn durch allmähliche Verkalkung ausreift.

Wie die *Abnützungsflächen* an dem Taf. IV abgebildeten Schädel von Placodus beweisen, musste der Unterkiefer horizontal sehr stark verschoben werden können. Sonst wäre es unverständlich dass die Gaumenzähne 1 und 3 der linken Bildseite innen und nicht aussen abgekaut sind, wie man nach der normalen Stellung des Unterkiefers erwarten sollte. Es muss also eine mahlende Kaubewegung, fast wie bei Wiederkäuern möglich gewesen sein. Dass an dem abgebildeten Schädel nur die Gaumenzähne der einen Schädelseite abgekaut sind, und die andern eine fast intakte Oberfläche haben, ist schwerlich durch einen gleichzeitigen und abwechselnden Zahnersatz der ganzen palatinalen Zahnreihe verständlich zu machen, sondern nur so zu erklären, dass sich dieses Individuum eine einseitige Kaubewegung angewöhnt hatte, wie ja auch jeder Mensch seine Besonderheiten in der Kaubewegung hat. Jedenfalls zeigt aber diese mediale Abkauung. dass die Zerkleinerung der Nahrung wesentlich in der Mitte des Maules erfolgte. Das erklärt, dass die maxillare Zahnreihe innerhalb der *Placodonten* reduciert und die innere palatinale mehr und mehr nach hinten und innen zu verstärkt wird.

Recht bemerkenswert erscheint mir der *Zahnzerfall*, den der letzte Zahn an dem Taf. III, Fig. 3 abgebildeten Unterkiefer von Placodus zeigt. Hier hat sich an dem grössten der Zähne ein Teil mit selbständiger Pulpa und Basis abgesondert, aber doch so, dass er äusserlich dem Zahn noch durchaus eingeordnet ist, und seine Herkunft von dessen Anlage unverkennbar zeigt. Da auch der vorhergehende Zahn dieses Unterkiefers bereits Furchen zeigt. die eine entsprechende Zerlegung auch dieses Zahnes andeuten, so liegt der Gedanke nahe, dass in den später nachwachsenden Zähnen der Zerfall auch hier eingetreten wäre.

Diese an sich unerheblich erscheinende Veränderung eines Zahnes, scheint nun insofern eine hohe Bedeutung zu haben, als sie uns andeutet, dass *die Vergrösserung der Placodontenzähne hier an einer Grenze angelangt ist, hinter der der Zerfall der Zahnanlage in kleinere Einzelzähne liegt.* Diese Auffassung mag gewagt erscheinen, aber sie lässt sich leicht durch analoge Dekadenzprozesse begründen. Innerhalb der Rochen haben die Myliobatiden die grössten Zähne bekommen; die gebogene Zahnleiste von Aetobatis entspricht einer ganzen Zahnreihe bei anderen Selachiern, in der durchschnittlich etwa 30 Zähne neben einander stehen. Sie ist nicht aus einer Verschmelzung dieser 30 Zähne hervorgegangen, wie andere Autoren gelegentlich behauptet haben, sondern aus dem mittelsten derselben. An diese typischen Myliobatiden schliesst sich nun eine Unterfamilie an, die ihrer gesamte Organisation nach sich als das specialisierteste Endglied der Myliobatidenreihe erweist: die Ceratopterinae. Von diesen zeigt nun Ceratoptera in ganz überraschender Weise nicht mehr das Myliobatidengebiss mit den übergrossen Zähnen, sondern ein Gebiss, das aus winzigen Zähnchen besteht, die viel kleiner sind, als sie andere Rochen aufweisen und die offenbar aus einem plötzlichen Zerfall der übergrossen Zahnanlage typischer Myliobatiden hervorgegangen sind. Bei der nächstverwandten Form Dicerobatis sind die Zähne ganz verschwunden. Diese Form wie auch Ceratoptera sind riesige Typen, bei denen eine normale Myliobatidenbezahnung wohl auch alle histologischen Bildungsmöglichkeiten überschritten hätte, und die andererseits durch ihre Riesengrösse auch ohne Gebiss vor Angriffen anderer Concurrenten sicher waren.

Einen ganz analogen Fall finden wir unter den Haien bei Selache maxima, deren winzige Zähne in ihrer Form und Riesenzahl ganz aus dem Rahmen son-

stiger Lamnidengebisse herausfallen, die aber in allen sonstigen Organisationsverhältnissen und ihrer Grösse sich so unmittelbar an den tertiären Carcharodon megalodon (im weiteren Sinne), speciell an die Riesenform aus dem belgischen Pliocän anschliesst, dass man auch hier einen plötzlichen Zahnzerfall der Riesenzähne von Carcharodon annehmen muss.

Auch innerhalb der Dipnoer haben wir einen ähnlichen Fall. Dort folgt auf die carbonischen Formen des Ctenodus cristatus mit den breitesten aller Dipnoerzähne, plötzlich ein Formenkreis (Uronemus und Conchopoma), bei dem an Stelle der bekannten und für alle übrigen Dipnoer typischen Zahnplatten ein regelloses Haufwerk kleiner Hökerzähne getreten ist.

Wir haben also wohl unbestreitbar mit der Möglichkeit zu rechnen, *dass auf Formen mit extrem grossen Zähnen plötzlich Formen mit Aggregaten kleiner Zähne oder gar keinen Zähnen in unmittelbarem phylogenetischem Anschluss folgen.* Dieses Ergebnis auf die Placodonten angewandt, würde die Möglichkeit ergeben, dass von ihnen Formen abstammen, die an Stelle der grössten Zähne des Gaumens ein Haufwerk kleiner Zähne tragen, oder die überhaupt zahnlos sind. Typen der ersten Art liegen vor, in dem von Frh. v. FRITSCH beschriebenen Gaumenbeinen von Tholodus, die ein wirres Haufwerk, dicht gedrängt nachwachsender Zähne tragen. Freiherr von FRITSCH nahm an, dass diese Kiefer wegen dieser eigentümlichen Bezahnung zu den Ganoiden zu stellen seien. Ich kann mich dieser Ansicht schon deshalb nicht anschliessen, weil die einzigen hier in Vergleich kommenden Zähne von Lepidosteiden und *Pycnodonten* histologisch ganz anders gebaut sind als die von Tholodus, die ihrerseits mit denen von Placodus die engste Übereinstimmung zeigten (siehe Fig. 14 bis 18).

Es scheint mir danach die Möglichkeit näher zu liegen, dass jener Tholodus ein Abkömmling der Placodonten ist und die eigenartige Bezahnung seiner Gaumenbeine durch einen Zerfall grosser Placodontenzähne erhalten hat.

Ob *Hyperodapedon* aus der englischen Trias, der eine ähnliche Bezahnung der Palatina etwa als letzten Rest der gesamten Bezahnung hat, ebenfalls hier anzuschliessen sei, möchte ich näheren Untersuchungen vorbehalten, durch die vor allem die osteologische Zusammensetznng des Schädels dieser Rhynchodonten einer Klarstellung bedürfte.

Da sich, wie wir sahen, innerhalb der Placodonten auch eine Reduktion der Zahnzahl geltend macht, und namentlich bei Placochelys die *Praemaxillen* bereits alle Zähne verloren haben, so ergibt sich in obigem Zusammenhange auch daraus die Möglichkeit, dass Nachkommen der Placodonten zahnlos wurden. Für das später zu erörtende Verhältnis der Placodonten zu den Schildkröten wäre schon die Möglichkeit eines solchen Parallelprocesses nicht unerheblich.

## DIE WIRBELSÄULE.

Von der Wirbelsäule unserer *Placochelys* sind die Taf. V und VI abgebildeten und ausserdem einige fragmentäre Wirbel erhalten. Es war ausserordentlich schwer, die kleinen kompliziert geformten Skeletstücke aus dem festen Kalk heraus zu praeparieren. Während mir dies bei etwa 8 Wirbelkörpern leidlich gelungen ist, habe ich von den oberen Bögen nur die Taf. VI, Fig. 8—11, sowie einige ganz

unvollständige Fragmente freilegen können. Deutlich von dem Wirbelkörper durch eine Naht gesondert, aber meist an ihnen haftend, fand ich die Processus transversi. Die sogenannten Intercentren fehlen vollständig.

Der Wirbelkörper ist wie bei allen Reptilien und höheren Tetrapoden einheitlich, «holospondyl», im Gegensatz zu der mehrteiligen temnospondylen Anlage bei vielen *Stegocephalen.* Die auf einanderfolgenden Hälften je zweier Urwirbel, die bei den temnospondylen dauernd, bei Sphenodon-Embryonen[1] vorübergehend getrennt sind, erscheinen also hier zu einer festen Einheit verbunden, die bei diesen höheren Wirbeltieren nur ausnahmsweise im Schwanz, regelmässig im Atlas getrennt bleiben.[2]

Zu der Bezeichnung Centrum und Intercentrum ist eine klärende Bemerkung nötig. Indem man in der gelegentlichen Einschaltung basaler Keilstücke zwischen die

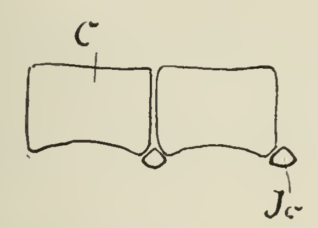



Fig. 20. Ursprüngliche Bezeichnung der holospondylen Stücke.

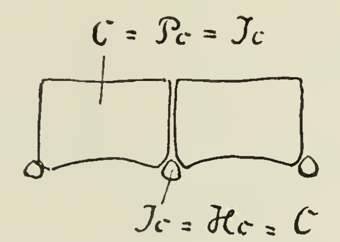
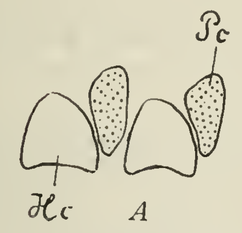
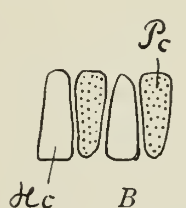



Fig. 22. Änderung der Bezeichnung der holospondylen Stücke.



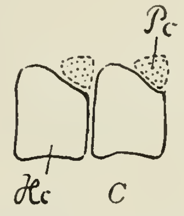




Fig. 21. Bezeichnung der temnospondylen Stücke.
*A* aus der vorderen, *B* aus der hinteren Rumpfregion von Archegosaurus, *C* aus der Rumpfregion triadischer Temnospondylen.
In diesen Figuren bedeutet *C* Centrum, *Ic* Intercentrum, *Pc* Pleurocentrum.

Wirbelkörper ein Homologon der Temnospondylie zu finden glaubte, suchte man die dem Centrum und Intercentrum gleichwertigen Stücke im tymnospondylen Wirbel und setzte nun das Intercentrum des holospondylen dem vorn gelegenen unpaaren, ihm bisweilen ähnlichen «Hypocentrum» der Temnospondylen gleich. Da nun letzteres innerhalb der Temnospondylen bei den sogenannten «Stereospondyli» fast allein den Wirbelkörper bildet, so kam man zu dem ganz paradoxen Schluss, dass die kleinen nur gelegentlich gefundenen Zwischenstücke der Holospondylidae, das ursprüngliche «Intercentrum», consequenterweise als Centrum

[1] V. v. Ebner: Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule; Sitz.-Ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-phys. Klasse, 1888. (9. K. Abt. 3), pag. 194. — F. Schauinsland: Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria; Arch. f. mikroscop. Anatomie, 56, pag. 747.

[2] O. Jaekel: Ueber die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen; Zeitschrift d. deutsch. geolog. Gesellsch. Bd. 56. 1904. pag. 109.

anzusehen sei, weil es eben bei den Stereospondyliden den Werth eines solchen erlangt. Der Wirbelkörper der Holospondylen selbst wurde damit, um die Verwirrung voll zu machen, zu einem Intercentrum im Sinne der Temnospondylen. Das Ergebnis dieser Ansichten ist durch vorstehende Abbildungen gekennzeichnet. Demgegenüber stellte ich fest:

1. dass das Hypocentrum der Temnospondylen als vordere Hälfte, die Pleurocentren als hintere Hälfte des holospondylen Wirbelcentrums aufzufassen sind.

2. Dass das Hypocentrum der Temnospondylen zwar bei deren jüngeren Vertretern (Stereospondyli aut.) so gross wird, dass es fast den ganzen Wirbel bildet (Fig. 21 C zeigt die Lage der rudimentären Pleurocentren), dass es trotzdem aber doch nur der vorderen Hälfte des holospondylen Wirbels entspricht. Demgemäss liegt keine Veranlassung vor, die ursprüngliche Terminologie des holospondylen Wirbels (Fig. 20) mit Rücksicht auf die Temnospondylen zu ändern, die einen durchaus selbständigen Weg vielleicht erst nach der Konsolidierung der normalen holospondylen Wirbelbildung eingeschlagen haben. Das Ursprüngliche Intercentrum der Holospondylen verliert also damit jede Beziehung zu den temnospondylen Elementen und damit wohl auch zu den primären Bestandteilen des Wirbels, da wir bei Sphenoden, die — wenn ich so sagen darf «temnospondylen» Urwirbelhälften zu der Einheit des holospondylen Centrum verwachsen sahen.

Bei Placochelys sind also nur die echten Centra vorhanden. Die intercentralen Schaltstücke, die an den besonders beweglichen Teilen der Wirbelsäule, besonders am Hals und Schwanz, eidechsenartiger Typen vorkommen und meines Erachtens etwa der Kniescheibe und analogen Schaltstücken im Armbau articuloser Crinoiden vergleichbar sind, fehlen den Placodonten, wie den Nothosauriden, *Plesiosauriern*, Mesosauriern und Schildkröten.

In der Terminologie der Form des holospondylen Wirbelkörpers kann ich dem Usus nicht folgen, bei der Bezeichnung der vorderen und hinteren Gelenkfläche das Wort «amphi» zu verwenden. Beide Flächen liegen an den Enden des Wirbelkörpers aber nicht in dessen Umfang, was allein durch das Wort «amphi» angedeutet wird. Amphicoel kann also nur bedeuten, dass der Wirbel in seinem Umfang konkav ist, und in diesem Sinne möchte ich auch das Wort amphicoel von nun ab gebrauchen, da es sprachlich keinen Ersatz für diesen Begriff gibt, und zur Beseitigung des bisherigen sprachlichen Missbrauchs wohl dieser Hinweis genügt. Hiernach ergeben sich die im folgenden und Fig. 23 gebrauchten Bezeichnungsformen:

Die Wirbelkörper von Placochelys sind flach amphicoel und etwa $1^1/_2$-mal so lang als hoch (Taf. V, Fig. 3*b*, 4*c*, 4*d*, 7*a*; Taf. VI, Fig. 10*b*), an der freien Aussenfläche mit Längsrillen versehen.

Von vorn nach hinten nimmt in der Wirbelsäule die relative Länge der Wirbelkörper zu (Taf. V. Fig. 3*b*, 7*a*), doch ergeben sich für die Rumpfwirbel, die mit dem Rückenpanzer verbunden sind, einige Modificationen, die besonderer Berücksichtigung bedürfen.

Was die einzelnen Wirbel betrifft, so waren diese sämtlich aus ihrem Zusammenhange gelöst. Immerhin lagen die Taf. V, Fig. 1—3 abgebildeten Wirbel unmittelbar am Hinterhaupt, so dass man schon deshalb annehmen darf, dass sie Halswirbel waren. Diese Annahme bestätigt sich vollkommen durch ihre besonderen Eigentümlichkeiten, die mancherlei Interesse beanspruchen.

Die Frage ist zunächst, wie wir das auf Taf. V, Fig. 1 abgebildete Stück aufzufassen haben. Dabei sind zwei Möglichkeiten gegeben. Es kann entweder der Epistropheus selbst oder der Processus odontoides (Dens Epistrophei, Zahnfort-

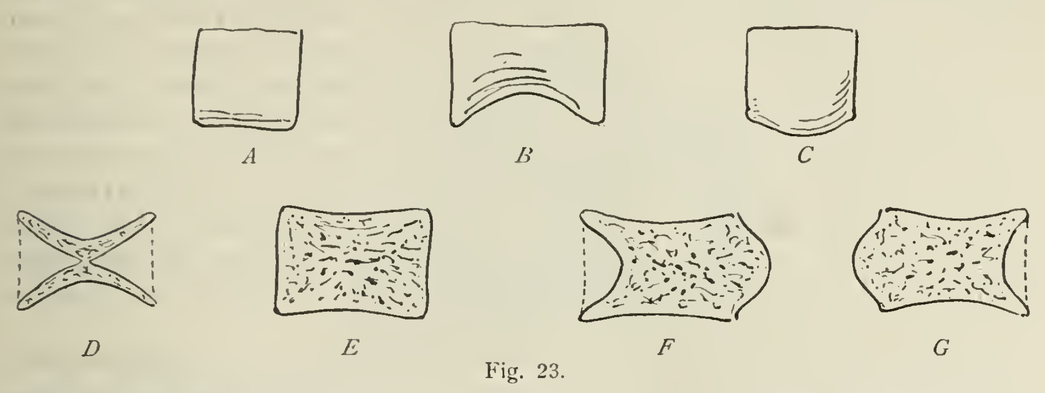



Fig. 23.

*A—C* Aussenflächen von Wirbelkörpern, *D—G* Längsschnitte in der Axe von Wirbelkörpern. *A* amphiplater, *B* amphicoeler, *C* amphiplerer (πληρής = voll). *D* diplocoeler, *E* diplоplater, *F* procoeler, *G* opisthocoeler Wirbel.

satz) des Epistropheus sein. Um hierüber Klarheit zu gewinnen, müssen wir ähnliche Ausbildungsformen bei anderen Reptilien in Vergleich ziehen.

Von Nothosauriden habe ich leider keine ersten Halswirbel erlangen können, dagegen fand ich im Stuttgarter Naturalienkabinet zwei vordere Halswirbel von

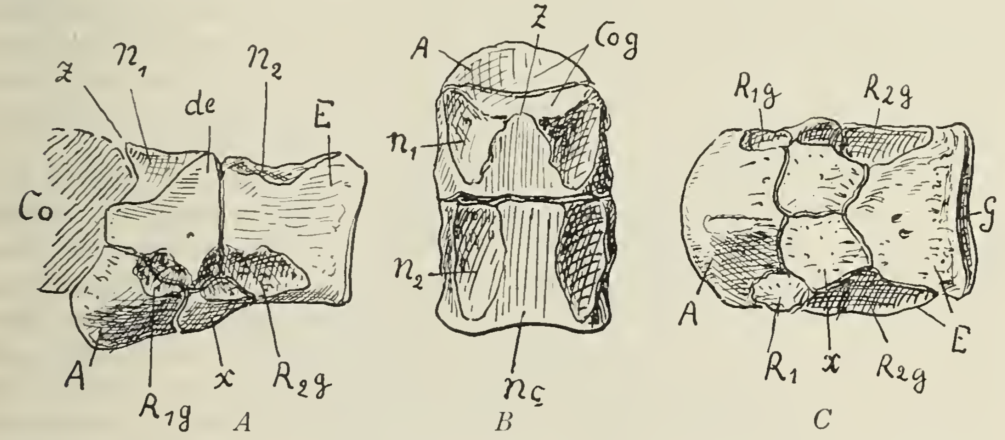



Fig. 24. Atlas und Epistropheus eines *Plesiosauriden* aus dem oberen Jura von Fletton bei Oxford, England (Orig. Mus. Stuttgart).

*Co* Condylus occipitalis, *A* Atlaskörper (Hypocentrum des Atlas), *de* Dens Epistrophei (Pleurocentren des Atlas), *E* Epistropheus, $n_1$, $n_2$ Ansatzflächen des ersten und zweiten Paares der oberen Bögen oder Neuralia; $R_1g$, $R_2g$ Ansatzstellen der ersten und zweiten Rippen. $R_1$ rudimentäres erstes Rippenstück nur rechtsseitig erhalten, links ihre Ansatzgrube $R_1g$. *x* oberste Stücke (Diapophysen ?) der zweiten Rippen. *nc* Neuralkanal. *Z* Zapfen am vorderen Ende desselben auf dem Dens Epistrophei, *Co*, *Cog* Condylus des Hinterhauptes, *G* Gelenkfläche am dritten Wirbel.

einem Plesiosauriden aus den Oxfordschichten von Fletton in England. Das mir von Herrn Prof. Fraas freundlich geliehene Stück habe ich in vorstehenden Textfiguren abgebildet. Dasselbe lässt nun die Taf. V, Fig. 1*g* abgebildete Wirbelform in dem Stück wiedererkennen, welches hier zwischen dem kleinen Atlaskörper

(A) und dem Epistropheus (E) eingeschaltet ist und nur als Dens Epistrophei (de) aufgefasst werden kann. Die Übereinstimmung ergibt sich namentlich aus dem Vergleich der beiden Oberseiten (Taf. V, Fig. 1g und der Textfigur 24 B) in denen die Zuspitzung der Unterfläche des Neuralkanales (Nc) auf einem vortretenden Zapfen (Z) kenntlich ist, und auch die Auflagerungsflächen der oberen Bögen (Neuralia N1) die gleiche und sehr charakteristische Form zeigen. Für die Auffassung des mittleren Stückes (de) als Dens Epistrophei ist massgebend die Übereinstimmung mit dem gleichen Gebilde bei älteren Crocodiliern, Fig. 25 und 26 wonach es ohne Frage als Homologon des echten Dens Epistrophei bei den lebenden Crocodiliern anzusehen ist,[1] und der Umstand, dass dieses Stück mit dem Atlaskörper zusammen eine Wirbeleinheit repräsentiert, die phylogenetisch in dem temnospondylen Wirbel (Fig. 21 Pag. 37) erhalten und ontogenetisch auf die beiden Urwirbelhälften zurückzuführen ist.

Ein analoges Verhalten wie die Plesiosaurier zeigen auch die Ichthyosaurier, von denen ich die ersten Wirbel einer liasischen Art frei herauspraeparirt und Fig. 27 abgebildet habe.

Etwas modifiziert zeigen sich diese Verhältnisse bei einem geologisch jüngeren Ichthyosaurier (das Original stammt von Fletton, Oxford, im Mus. zu Berlin, bei dem der Dens Epistrophei bereits mit dem Epistropheus zu einem äusserlich einheitlichen Stück verschmolzen ist (Fig. 28) aber, doch in der Seiten- und Oberansicht noch die Verwachsungsgrenze beider Elemente deutlich erkennen lässt. Es ist bemerkenswerth, dass die sonst übliche Verschmelzung des Zahnfortsatzes (Pleurocentren des Atlas) mit dem Körper des Epistropheus auch hier innerhalb der Ichthyosaurier durchaus selbständig erfolgt ist. Im Besonderen ist die Ähnlichkeit des Zahnfortsatzes mit dem entsprechenden Stück von *Plesiosaurus* und *Placochelys* namentlich auch aus der Zuspitzung des Neuralkanales (Nc) auf einem vorspringenden Zapfen (Z) aus Fig. 28 rechts deutlich zu entnehmen.

Innerhalb der hier besprochenen Formenkreise wird also der erste Wirbel insofern anders als z. B. bei den Crocodiliern gebildet, als bei diesen die oberen Bögen auf den oberen Enden des hufeisenförmigen Atlas aufliegen und der Atlaskörper (das Hypocentrum im temnospondylen Sinne) relativ gross bleibt, während hier bei *Placodonten*, *Plesiosauriern* und *Ichthyosauriern* der Dens Epistrophei gegenüber dem Epistropheus seine ursprüngliche Selbständigkeit voll bewahrt, der Atlashalbring klein bleibt, und der Dens Epistrophei dadurch die oberen Bögen trägt und gelegentlich (Fig. 27) einen vollen Wirbel zu repräsentieren scheint. Das trifft im stärksten Masse bei den älteren Ichthyosauriern zu, wo zur Verschleierung des ursprünglichen Typus auch der Umstand noch beitragen kann, dass einige dem kleinen Atlaskörper physiologisch und formal entsprechende Stücke als echte Intercentren an der unteren Grenze einiger weiterer Halswirbel auftreten können. Es ist diese Umbildung als «Homoeaplasie» in homologen serialen Teilen aufzufassen, die auch sonst vielfach zu konstatieren ist.

Unter den Schildkröten finde ich bei einer ziemlich ausgewachsenen Trionyx triunguis (Orig. Mus. Berlin) eine ähnliche Ausbildung der Halswirbel. Auch hier ist der Dens Epistrophei nur lose mit dem Körper des Epistropheus verwachsen

---

[1] O. Jaekel: Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im Allgemeinen; Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin 1904. pag. 110.

und zeigt eine ganz ähnliche Form, wie das Taf. V, Fig. 1 abgebildete Stück von Placochelys. Der Körper des Atlas ist ganz von dem Epistropheus abgelöst und verhält sich also, so wie es bei jüngeren Reptilien und den Säugetieren die Regel

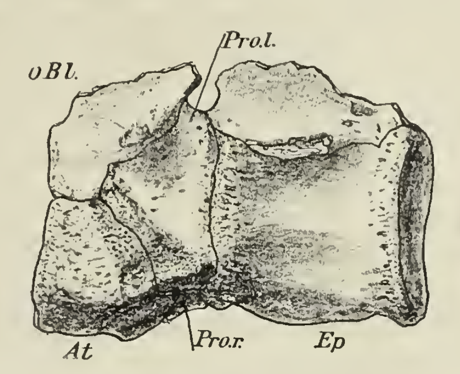



Fig. 25. Die ersten Halswirbel von *Metriorhynchus Jaekeli* E. SCHMIDT.

Von der linken Seite gesehen, links der Atlas, rechts der Epistropheus, *oBr* und *oBl* rechte und linke Hälfte der oberen Bögen (Neuralia), *At* Atlaskörper, *Pro* Processus odontoides, *r* und *l* rechte und linke Hälfte, zwischen beiden unten eine Trennungsfurche, *Ep* Epistropheus. Die oberen Bögen sind verletzt. $^{4}/_{5}$ natürlicher Grösse.

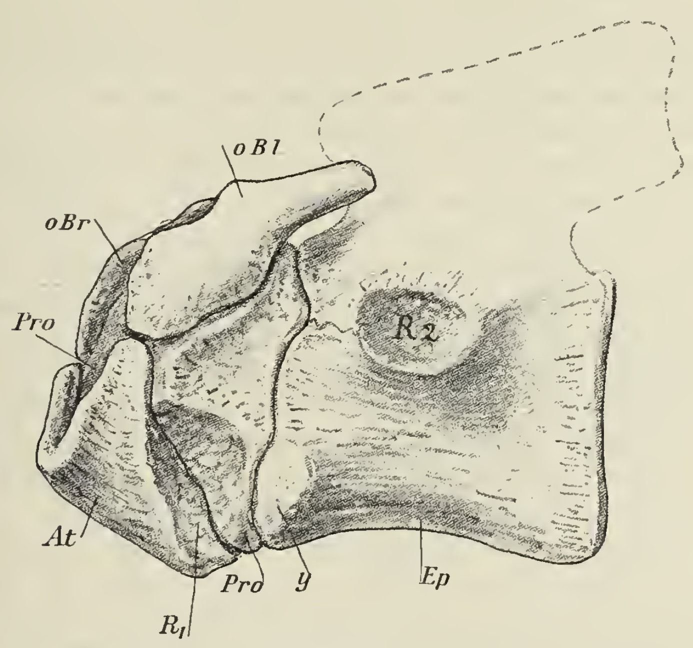



Fig. 26. Die beiden ersten Halswirbel von *Enaliosuchus macrospondylus* KOKEN aus dem Neocom von Osterwald, Hannover.

*oBr* und *oBl* rechte und linke Hälfte der oberen Bögen, *At* Atlaskörper, *Pro* Processus odontoides, *Ep* Epistropheus, $R_1$ Ansatzfläche der ersten, $R_2$ der zweiten Rippe, *y* Callosität hinter dem Ansatz der ersten Rippe.

ist. Auch sind wie bei diesen die oberen Bögen des Atlas allein mit dessen Körper in Verbindung, während sie hier bei Placochelys, Plesiosaurus und Ichthyosaurus noch grösstenteils dem Dens Epistrophei, den Pleurocentren des Atlaswirbels aufruhten (Fig. 32, pag. 46).

Nach alldem fasse ich also das Taf. V, Fig. 1 abgebildete Wirbelstück als Homologon des Dens Epistrophei anderer *Tetrapoden* und morphologisch als *Pleurocentra* des Atlaswirbels auf, dessen vorderes Stück, das Hypocentrum bei unserer Form im knorpligen oder schwach verknöcherten Zustande persistieren mochte.

Die Annahme, dass das besprochene auf Taf. V, Fig. 1 abgebildete Stück etwa der Atlaskörper sei, war schon deshalb ausgeschlossen, weil der occipitale Condylus kuglig vorgewölbt ist, und das oben genannte Wirbelstück ebenfalls eine stark konvexe Fläche ihm entgegenwendet. Wir müssen also ohne Frage annehmen, dass zwischen diesem Wirbel und dem Condylus (Co) noch ein Stück eingeschaltet war, das hufeisenförmig eine doppelte Gelenkpfanne vorn für den Condylus, hinten für den konvexen Wirbelkörper bildete. Ein solches als nothwendig praesumiertes Stück entspräche genau dem Halbring, den der Atlaskörper bildet, und den wir auch bei Plesiosauriern und Ichthyosauriern in entsprechender Form und Lage antreffen.

Rippenrudimente, wie sie Plesiosaurus am Atlas und am Epistropheus zeigt, scheinen hier bei *Placochelys* gefehlt zu haben; wenigstens ist weder an der Seite, noch an der Unterfläche des Dens Epistrophei eine Ansatzstelle dafür sicher nachweisbar.

Diese hier besprochenen und abgebildeten Halswirbel haben nun eine sehr auffällige Eigentümlichkeit darin, dass von ihrem Neuralkanal aus ein Loch in Form eines vierseitigen rektangulären Kastens in den Wirbelkörper eingesenkt ist. Über die Erscheinung selbst kann ein Zweifel nicht obwalten.

Auch von den übrigen Taf. V abgebildeten Wirbeln zeigen Fig. 2 und 3, die sich in der Höhlung des Hinterhauptes befanden und jedenfalls der Halsregion angehörten, diese viereckige Grube von der Mitte des Neuralkanales eingesenkt (Fig. 2*b*, 3*a*). Dieselbe entspricht einer kleineren Fig. 1*g* abgebildeten, mehr ovalen Höhlung in dem als Dens Epistrophei gedeuteten Wirbelstück. Auch diese kastenförmigen Einsenkungen bestätigen die regionale Zusammengehörigkeit der Fig. 1—3 abgebildeten Wirbel und damit ihre Deutung als vordere Halswirbel. Diese «Kasten» sind bis in die Mitte des Wirbelkörpers eingesenkt, und es ist wohl anzunehmen, dass ihr Inhalt mit dem Rückenmark in Beziehung stand. Ihre Erscheinung ist aber so fremdartig, dass ich keine ähnliche Ausbildungsform von Wirbeln habe finden können. Bei Marsupialiern kommen wohl in der Lendenregion auch grössere dorsale Einbuchtungen des Wirbelkörpers unter dem Neuralrohr vor, aber sie haben keine geschlossene Form. Andererseits entsprechen offenbar den Kasten die Gruben, die an hinteren Wirbeln, wie Fig. 4*b* und Fig. 5, von oben her in den Wirbelkörper eindringen und ihrerseits den bekannten zwei Kanälen gleichzusetzen sind, die bei den Plesiosauriern die Wirbelkörper senkrecht durchsetzen. Ferner werden wir die tiefe Aushöhlung der Rumpfwirbel, wie wir sie hier bei Placochelys (Taf. V, Fig. 6*a*, Taf. VII, Fig. 10) und in den Thecalwirbeln von Schildkröten finden, physiologisch gleich beurteilen dürfen (Textfigur 30 Pag. 45). Morphologisch bleibt aber die streng rektanguläre Kastenform dieser Wirbelhöhlen in den vorderen Halswirbeln von Placochelys ein Unikum, das wohl auch zur Erkennung isolierter Placodonten-Wirbel einen diagnostischen Wert beanspruchen kann.

Von den Taf. V, Fig. 2 und 3 abgebildeten Wirbeln, dürfte der eine wohl der Epistropheus sein, da beide auch unmittelbar neben dem Hinterhaupt lagen.

Der Taf. V, Fig. 2 abgebildete Wirbel lag am nächsten neben dem Dens Epistrophei und dürfte daher wohl als Epistropheus selbst anzusprechen sein. Auf der Bruchfläche (Fig. 2), die den Wirbelkörper in eine obere und untere Hälfte zerlegte,

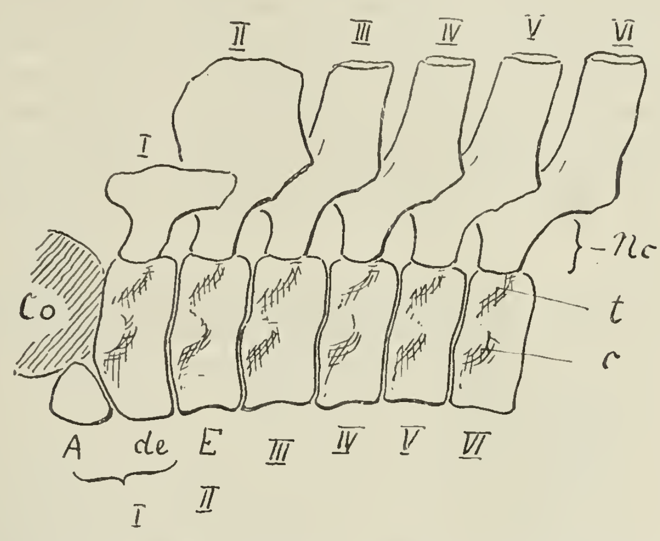



Fig. 27. Die ersten Halswirbel eines *Ichthyosaurus* aus dem oberen Lias von Banz mit den zugehörigen oberen Bögen in Seitenansicht, etwas verkleinert (Orig. Mus. Berlin).

*Co* Condylus occipitalis, *A* Atlas, *de* Dens Epistrophei, *E* Epistropheus, *I—VI* die Regionen der ersten 6 Wirbel, *t* Ansatz des Tuberculum, *c* des Capitulum der Rippen.

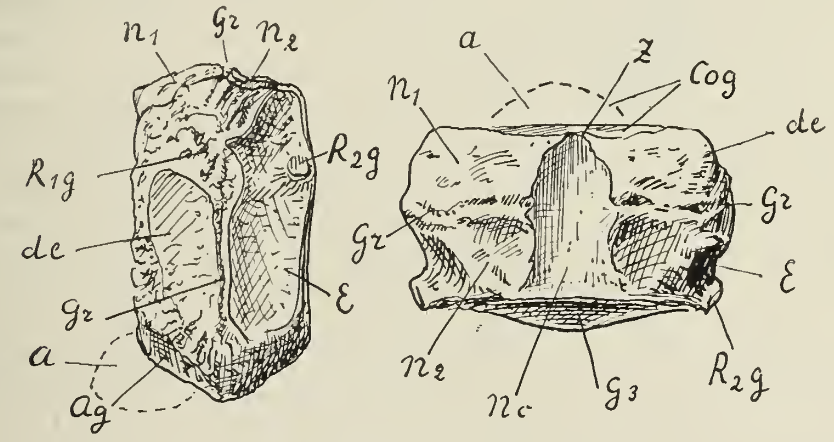



Fig. 28. Der Epistropheus (*E*) mit dem Dens Epistrophei (*de*) eines Ichthyosaurus aus dem oberen Jura von Fletton bei Oxford.

*A* Lage und Form des Atlas, *Ag* Gelenkfläche des Atlas, $n_1$, $n_2$ Ansatzflächen der ersten und zweiten Neuralia (obere Bögen), *Gr* Grenze zwischen Epistropheus und dem Dens Epistrophei, $R_1g$, $R_2g$ Ansatzfläche der ersten und der zweiten Rippe, *nc* Neuralkanal, *Z* Zapfen am vorderen Ende desselben auf dem Dens Epistrophei. $^1/_2$ natürliche Grösse (Orig. Mus. Berlin).

bemerkt man auch eine trichterförmige Erweiterung des Chordakanales, die mit dem Fig. 1*d* abgebildeten Kanallumen an der Hinterwand des Dens Epistrophei korrespondiert. Der Taf. V, Fig. 3 von oben, seitwärts und hinten abgebildete Wirbel, dessen Kasten gegenüber 1*g* und 2*b* noch etwas erweitert ist, dürfte als dritter Halswirbel gelten können.

Hieraus ergibt sich das Bild Fig. 29, 30 der drei ersten Wirbel bei Placochelys.

Gemeinsam ist den besprochenen Halswirbeln noch, dass die Aufwachsungsflächen ihrer oberen Bögen breit und nach dem Vorderrande stärker geneigt sind, dass dagegen abgesonderte Processus transversi (Diapophysen), wie sie hintere Wirbel (Fig. 4*c* und 5) zeigen, an diesen Wirbeln nicht beobachtet wurden.

Als Rumpfwirbel deute ich drei unvollständig erhaltene Wirbel, die aber trotz ihrer Defekte sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeiten und namentlich ihr Verhältnis zu dem Rückenpanzer deutlich erkennen lassen. Das vollständigste Bild bietet der Taf. VII, Fig. 10 abgebildete Wirbel, an dem der Wirbelkörper (W) noch mit den oberen Bögen (Ob), einer Rippe und dem Rückenpanzer (Dp) in Verbindung steht.

Obwohl diese Teile nicht vollständig aus dem Gestein herauspraepariert werden konnten und z. T. nur im Querschnitt vorlagen, liessen sie sich doch in ihren wesentlichen Formverhältnissen klarstellen. Der Wirbelkörper, der in Seitenansicht Fig. 10*b* eine flach amphicoele Aussenfläche und keine Spur einer mittleren Diapophyse zeigt, ist in Fig. 10 schräg durchschnitten, derart, dass am Bilde links der grössere Teil des Wirbels fehlt, rechts der Schnitt ungefähr durch den vorderen Wirbelrand geht. Während hier die Wand des Wirbels nur niedrig ist, reicht sie in dem die Mitte der Wirbellänge treffenden Schnitt links höher hinauf, entsprechend dem Verlauf des Oberrandes in Fig. 10*b*. Der Wirbelkörper (W) zeigt also einerseits eine obere weitere Aushöhlung, die von den oberen Bögen (Ob) überspannt wird und also offenbar als Neuralrohr (Nc) zu deuten ist, andererseits eine kleinere Aushöhlung darunter, die tiefer in den Wirbelkörper eingesenkt ist und wohl der Aushöhlung entspricht, die wir in Kastenform in die Halswirbel eingesenkt fanden. Möglich ist allerdings auch, dass sich die Chorda hier intravertebral in grösserem Umfange erhalten hätte, und der untere Hohlraum daher, wie es in Fig. 10 geschehen ist, als Chordakanal (Chc) aufzufassen wäre.

Obwohl ich später den Rippen ein besonderes Kapitel zu widmen habe, lässt sich hier an dem eben besprochenen Wirbel die Betrachtung der ihm zugehörigen Rippe doch nicht übergehen, da diese für die Beurteilung des ganzen Wirbels wichtig ist. Es kann zunächst keinem Zweifel unterliegen, dass das Stück, welches vom Wirbel aus sich seitwärts ausstreckt und dorsal dem Rückenpanzer anliegt, als Rippe (R) aufzufassen ist. Diese stösst mit einem unteren Fortsatz an den Wirbelkörper (siehe auch Fig. 10*b*) mit einem oberen an die oberen Bögen, die ein breites flaches Dach über dem Neuralrohr bilden. Den unteren auch in Fig. 10*b* in Seitenansicht sichtbaren, in Fig. 10 mit Ptr bezeichneten Teil wird man dem Processus transversus (der Diapophyse) gleichsetzen dürfen, umso mehr als diese, auch in anderen Wirbeln (z. B. Taf. V, Fig. 4*c*) durch eine Naht von dem Wirbelkörper getrennt bleibt. Das eigentliche Rippenstück ist kurz spatelförmig, z. T. nur im Abdruck erhalten. Es endigt aber ziemlich stumpf mit einer Krümmung, deren Oberrand sich einer konkaven Biegung der Panzerinnenfläche anlegt. Nach diesem Habitus und dem anscheinend normalen Lageverhältnis des Wirbels und seiner Rippe zum Rückenpanzer, glaube ich annehmen zu dürfen, dass dieser Wirbel als erster unter dem Rückenpanzer lag und etwa auf eine Stufe der Ausbildung zu stellen ist mit dem letzten Halswirbel pleurodirer Schildkröten. Ich halte mich zu dieser Auffassung um so mehr berechtigt, als Prof. E.

Fraas diesen Wirbel in ganz ähnlicher Form bereits bei Psammochelys aus dem schwäbischen Keuper gefunden hat.[1]

Innerhalb des Rückenpanzers dürfte auch der Taf. V, Fig. 6 abgebildete ziemlich grosse, aber leider nur zur Hälfte erhaltene Wirbelkörper gelegen haben. Fig. 6*b* zeigt die eine seiner Gelenkflächen, Fig. 6*a* einen Querbruch durch den Wirbel, der die dünne Wand und die tiefe Aushöhlung des Wirbelkörpers erkennen lässt. Im Hintergrund der Aushöhlung bemerkt man noch einen Zapfen, der median in die Aushöhlung ragte. Durch die nachstehende Textfigur 31 möchte ich anschaulich machen, wie ich mir die Bedeutung dieses Zapfens und das Verhältnis dieser Höhlung zu den Kasten der Halswirbel und den Öffnungen im Neuralkanal der hinteren Wirbel vorstelle.

Die Taf. V, Fig. 4, 5 und 7 abgebildeten Wirbel schreibe ich der postsacralen und Schwanzregion zu. Gemeinsam ist diesen die Überwachsung der intra-

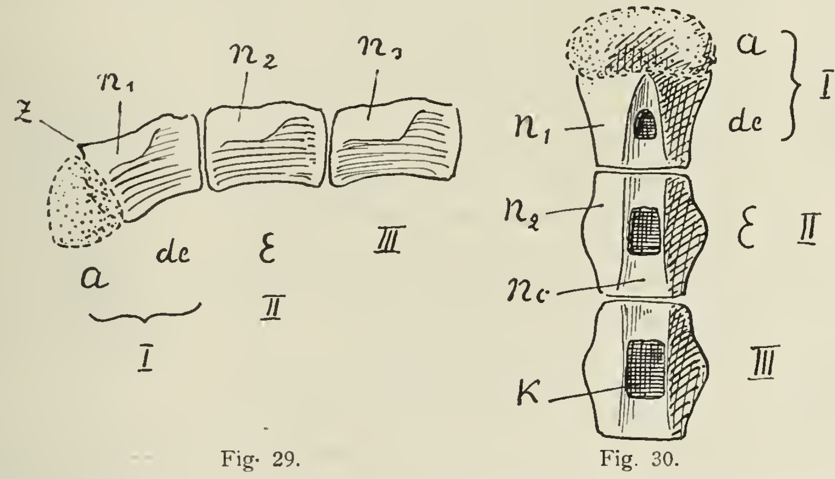



Fig. 29. Fig. 30.

Fig. 29. Reconstruierte Seitenansicht der drei vorderen Wirbelkörper von Placochelys. *a* Atlas, *de* Dens Epistrophei, *Z* Zapfen am vorderen Ende eines Neuralkanales, *E* Epistropheus, $n_1$, $n_2$, $n_3$ die Ansatzflächen der oberen Bögen des 1., 2. und 3. Wirbels. I, II, III die Regionen der einzelnen Wirbel.

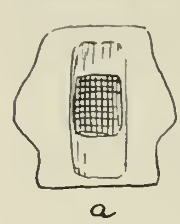
Fig. 30. Dieselben Wirbel von oben gesehen. *nc* Neuralkanal, Kasten unterhalb desselben.

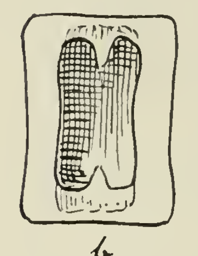
neuralen Höhlungen, von denen nur noch 2 oder 3 längliche Löcher im Neuralkanal ausmünden (Fig. 5, 4*b*), sowie das Vorkommen von Ansatzstellen für die Haemapophysen (Fig. 4*c*, 7*a*). Der relativ dicke und kräftige Wirbel Taf. V, Fig. 5, der mir übrigens erst später nachgesandt wurde und vielleicht nicht demselben Individuum, wie die sonstigen Wirbel angehörte, könnte nach seinen breiten Diapophysen zu urteilen wohl noch der Beckenregion angehört haben. Für die als Sacralrippen gedeuteten Stücke Taf. VII, Fig. 5*a* und 6*a* wären die Diapophysen offenbar zu klein, aber bei einem schwächeren Individuum würden ihre proximalen Enden wohl auch dünner gewesen sein, und über dies wäre die Möglichkeit gegeben, dass der Wirbel etwa als dritter oder vierter Sacralwirbel entsprechend schwächere Rippenstücke getragen hätte.

Der Taf. V, Fig. 4 in verschiedenen Stellungen abgebildete Wirbel gehörte

[1] E. Fraas: *Proganochelys Quenstedti* Baur (*Psammochelys keuperina* Quenst.); Jahreshefte des Ver. vaterl. Naturkunde in Württemberg. Stuttgart, 1899. pag. 417—423.

sicher der vorderen Schwanzregion an, wo die Wirbel noch Rippenstümpfe und basal bereits untere Bögen tragen. Die die Rippenstümpfe tragenden Diapophysen sind mit deutlicher Naht, wie es auch bei Nothosauriern und Mesosauriern der Fall ist, von dem Wirbelkörper separiert — meines Erachtens ein Beweis, dass sie nicht zum Wirbelkörper, sondern zum Rippenbogen zu rechnen sind. Die Ansätze der unteren Bögen sind an Fig. 4*c* deutlich zu sehen. Ich nehme an, dass diese Ansatzstellen am vorderen Ende des Wirbelkörpers gelegen waren, da sie bei niedrig organisierten Stegocephalen dem Hypocentrum, also dem vorderen Stück des Wirbels ansitzen.



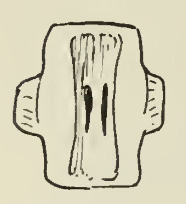




Fig. 31.
Ein Hals- (a), Rumpf (b) und Schwanzwirbel (c) von Placochelys mit den Gruben unter dem Neuralkanal.

Taf. V, Fig. 7 dürfte zweifellos der hinteren Schwanzregion angehören. Diapophysen sind hier nicht mehr vorhanden (Fig. 7*b*), wohl aber die Ansätze der unteren Bögen, wie an dem Wirbel Fig. 4*c* und Fig 7*a* sichtbar ist. Im Anschluss an diese paarigen Ansatzstellen haben sich zwei Kiele ausgebildet, die in Fig. 4*c* schon angedeutet waren, aber bei 7*a* scharf ausgeprägt bis zum Hinterrande des Wirbels, der Ansatzstelle des nächstfolgenden, auslaufen. Der Querbruch dieses Wirbels Fig. 7*c* zeigt wieder eine breitere Höhlung oben, und darunter eine schmälere tiefer in den Wirbelkörper eingesenkt. Die obere wird wie in Taf. VII, Fig. 10 zur Aufnahme des Rückenmarks gedient haben, die untere den kastenförmigen Einsenkungen im Wirbelkörper entsprochen haben.

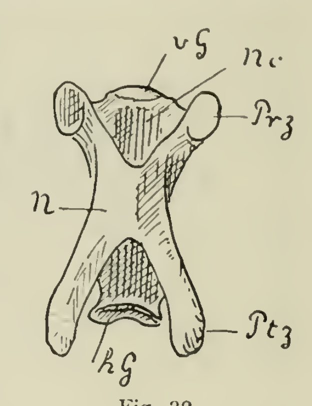



Fig. 32.
Die oberen Bögen des fünften Halswirbels von Trionyx triunquis. (Orig. Zool. Mus. Berlin.)

Von den oberen Bögen ist nur wenig erhalten. Das Taf. VII, Fig. 9 abgebildete Stück gehörte wohl einem Halswirbel an und stimmt fast genau mit den gleichen Stücken bei Schildkröten überein. Beistehend habe ich zum Vergleich einen Halswirbel von Trionyx von oben dargestellt und knüpfe daran die Bemerkung, dass der Wirbel aus dem oberen Muschelkalk von Crailsheim, den Herrn v. Huene[1] als Chelyzoon Blezingerii beschrieb und als unbedingten Beweis für die Existenz von Schildkröten im Muschelkalk bezeichnete, hiernach wohl ebenso gut zu den an der Fundstelle vorkommenden Placodonten gehört haben könnte.

Taf. VII, Fig. 8 ist zwar ein sehr dürftiges Fragment, ich wüsste aber nicht, wie es anders, als obere Bögen zu deuten ist. Als solche könnte man es dem hintersten Halswirbel oder vordersten Rumpfwirbel zuzuschreiben. Die steile Stellung der Praezygapophysen, die auf starke vertikale Bewegung schliessen lassen, und die niedrige Form des Dornfortsatzes würden zu einem Wirbel passen, der im Gegensatz zu dem darauf folgenden subthecalen Wirbel beweglich ist, aber andererseits durch den überragenden Vorderrand des Panzers in seinem dorsalen Wachstum behindert war. — Im Anschluss an die Beschreibung des subthecalen Wirbels Taf. VII, Fig. 10 habe ich dessen obere Bögen bereits erwähnt.

[1] F. v. Huene: Uebersicht über die Reptilien der Trias. Jena, 1902. — G. Tischer: Taf. VII, Fig. 1, pag. 51.

Ihre Oberfläche ist leider so unvollständig erhalten, dass ich kein objektives Gesamtbild davon zeichnen könnte. Immerhin zeigen sie eine flache Ausbreitung, eine schwache Kielbildung in der Längsaxe, eine direkte seitliche Verbindung mit dem Oberrand der Rippe und keine Verwachsung mit dem anscheinend in situ darüber liegenden Panzer (Taf. VII, Fig. 10). Das sind immerhin wichtige Eigenschaften für die Beurteilung der Rumpfwirbelsäule und ihres Verhältnisses zu dem Rückenpanzer unserer Form und derjenigen der Schildkröten.

Auch Taf. VII, Fig. 11*a* und *b* dürfte möglicherweise als oberer Bogen zu deuten sein und bei dem Mangel ausgebildeter Zygapophysen der Schwanzwirbelsäule zuzuschreiben sein.

Über die Länge der einzelnen Regionen der Wirbelsäule wird sich kaum ein zuverlässiges Urteil gewinnen lassen. Wenn ich annehme, dass die Zahl der Halswirbel 7—10, die der Rumpfwirbel einschliesslich der Beckenwirbel etwa 12 betrug, wird die Länge des Schwanzes die des Rumpfes wohl nicht wesentlich überragt haben. Da die Wirbel wie Fig. 7, Taf. V zeigte, eine relativ sehr bedeutende Längenzunahme zeigen, ist anzunehmen, dass ihre Zahl sich in mässigen Grenzen hielt und im höchsten Falle etwa 20 erreichte, aber vermuthlich 10—15 nicht überstieg.

## DER RÜCKENPANZER.

Obwohl nur Fragmente eines aus knöchernen Buckeln zusammengesetzten Panzers vorliegen, kann über deren Auffassung als Teile eines Rückenpanzers des Rumpfes kein Zweifel obwalten. Die Taf. IX abgebildeten Fragmente lagen über und teilweise hinter dem Kopf (siehe Textfigur 1, pag. 4), über den Halwirbeln und einigen Rumpwirbeln, sowie über einigen der charakteristischen Rumpfrippen in normaler Lage, so dass die stumpfen Buckel ihre glatten Kegel nach oben wendeten und ihre rauhe, im ganzen ebenflächige Innenseite den oben abgeflachten Rippen auflag.

Die Elemente dieses Rückenpanzers sind knöcherne Buckel, die mit einem Sockel seitwärts verwachsen sind und mit einem stumpfen, kantig verjüngten Kegel aussen über das Niveau der verwachsenen Sockel herausragen. Im verticalen Schnitt (Fig. 38) erscheinen die Sockelwände annähernd parallel, die Kegelwände etwa rechtwinklig convergierend. Nur Randbuckel, wie Taf. IX, Fig 5, sind innen verjüngt und an ihrer Innenfläche etwas concav (Taf. IX, Fig. 5*b*). Die Grösse dieser einzelnen Buckel ist sehr verschieden; je nachdem sich ihr Sockel ausgedehnt hat, ist ihr vortretender Kegel höher. Die Grösse wechselt nun aber nicht planlos; vielmehr sind offenbar, wie aus Fig. 3 der Taf. IX hervorgeht, die Buckeln an bestimmten Stellen des Panzers wesentlich vergrössert. Diese am stärksten vortretenden Buckelreihen bilden unverkennbar die Seitenkanten der Rückenfläche des Panzers; ausserhalb derselben folgen wesentlich kleinere, dachziegelartig übergreifende Buckeln, die den Eindruck dicker Schuppen erwecken und offenbar der Seitenwand dieses Panzers angehörten. Die breitere Panzerfläche, die das Fragment Fig. 2 bildet, gehörte augenscheinlich wie der linke Teil des Fig. 3 abgebildeten Stückes einer mittleren Partie des Panzers an, in der die Buckeln unregelmässig in Grösse und Stellung waren, aber trotz bedeutenden Wachsens ihrer Dimensionen kleiner blieben, als die genannten grossen Seitenrandbuckeln.

Die Spitze des Kegels der einzelnen Buckeln ist fast nirgends vertikal gerichtet, sondern häufig schief stellt. Der Taf. IX, Figur 5 *a* abgebildete Buckel zeigt diese Verbiegung der Spitze sehr deutlich, aber auch die in die Panzerfragmente eingeschlossenen Buckeln lassen die rückwärtige Neigung ihrer Spitze klar erkennen. Wir können nun nach Analogie der Hautpanzerbildungen anderer, in ihrer Längsaxe beweglicher Wirbeltiere nicht im Zweifel darüber sein, dass diese Neigung nach hinten gerichtet war, denn jede Bewegung stösst in der Luft, namentlich

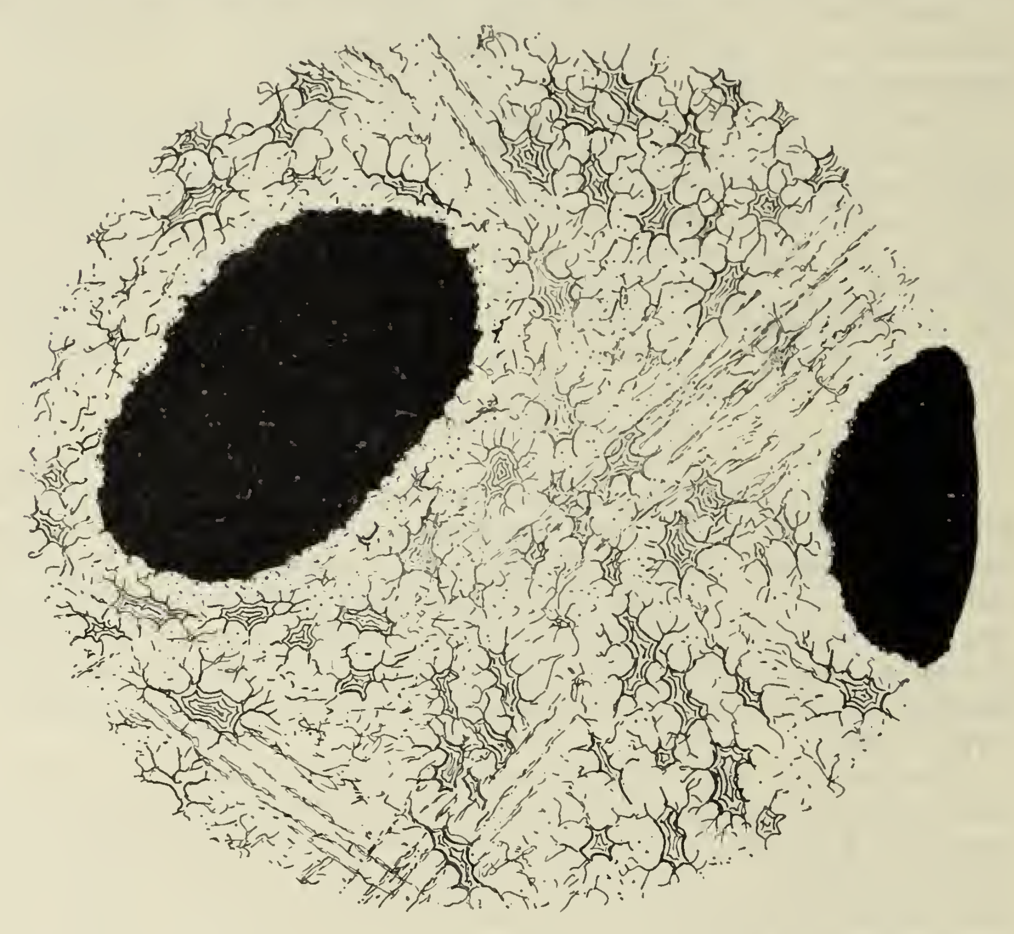


Fig. 33. Mikrostruktur eines Buckels des Rückenpanzers von *Placochelys* in starker Vergrösserung. Zwischen den grossen, dunkel abgehobenen Markkanälen zeigt die Grundmasse einerseits Faserzüge, die sich ungefähr rechtwinklig kreuzen und dicht geschaarte Knochenzellen (Osteoblasten) die relativ dünne, schnell vergabelte Primitivröhrchen in die verkalkte Grundmasse aussenden.

aber im Wasser auf Widerstand, dem bei axialer Vorwärtsbewegung nur eine rückwärtige Biegung vorragender Teile nachgeben kann. Hierdurch wird eine gewisse Orientirung der Panzerfragmente ermöglicht. An dem steil abfallenden Seitenrand des Panzers liegen diese Verhältnisse freilich anders. Entsprechend der Verdünnung des ganzen Seitenrandes nach unten liegt der dickste Teil dieser schuppigen Seitenbuckeln dem Oberrand genähert. Die wenn auch hier sehr schwache Kegelbildung ist also der durch die grossen Buckel verstärkten Seitenkante des Rückenpanzers zugeneigt.

Von den drei Taf. IX abgebildeten grösseren Panzerstücken kann Fig. 3 nach der Lage des Seitenrandes und der Neigung der Buckeln nur dem rechten Hinterrand der Rückenfläche angehört haben, wie ich es etwa der Reconstruktion Taf. X eingefügt habe. Das Taf. IX, Fig. 2 abgebildete Fragment entbehrt eines Seitenrandes, zeigt keine Regelmässigkeit in der Anordnung der grossen Buckeln, keine Wölbung und keine auffällige Neigung der Buckelkegel. Ich glaube daher annehmen zu dürfen, dass dieses Stück ziemlich genau in der Mitte des Taf. X reconstruirten Panzers gelegen war. Das Taf. IX, Fig. 1 dargestellte Stück zeigt eine starke Biegung, die das Stück an den Rand des Panzers verweist. Die kleinen

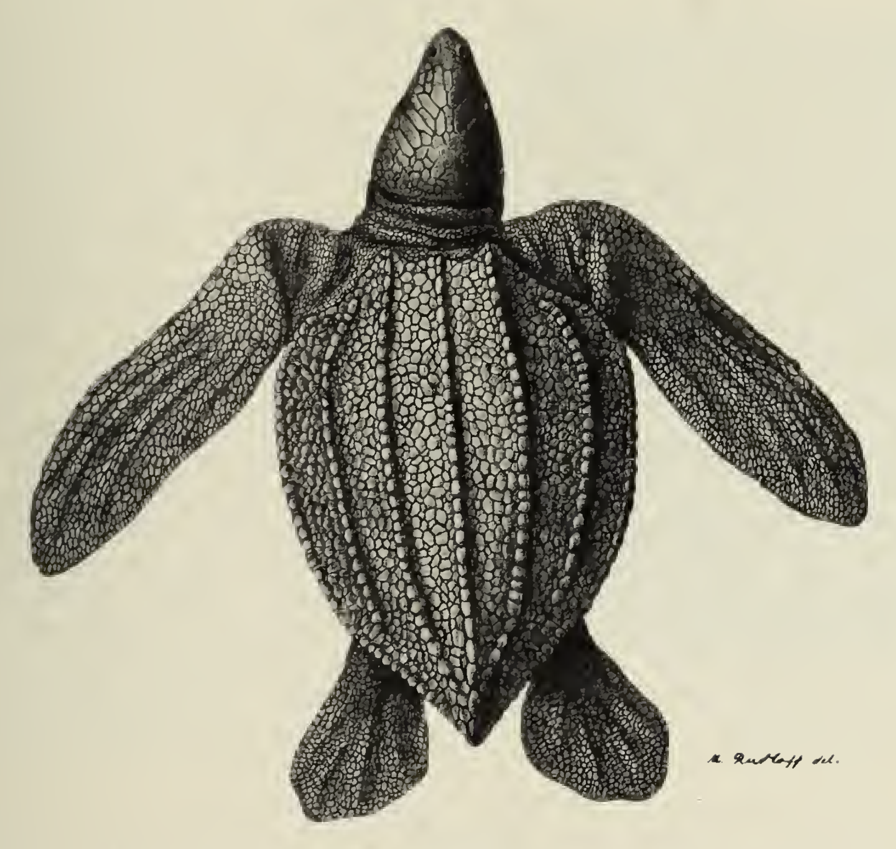


Fig. 34. *Dermochelys coriacea,* die Lederschildkröte. Ganz junges Individuum von der Küste von Kamerun (Orig. Museum Berlin). Rückenseite in natürlicher Grösse.

schuppenartigen Seitenbuckel haben aber nicht die gleichsinnige Form und Neigung, wie die des Seitenrandes der Fig. 3. Andererseits sind die Buckeln hier im Bilde deutlich nach rechts geneigt. Dreht man sich danach das Stück im Panzer zurecht, so muss man ihm eine Position am vorderen Seitenrand desselben anweisen. Da die Taf. IX nach unten gewendeten Buckeln die Randstructur am deutlichsten zeigen, wird dieser Teil die linke vordere Ecke des Panzers gebildet haben, wie ich das zur Reconstruktion in Taf. X verwertet habe. Nach dieser Orientirung wäre aus der Form und Stellung der in Taf. IX links gelegenen Buckeln dieses Abschnittes anzunehmen, dass die Vorderkante nicht einfach quer verlief, sondern einen kleinen Bogen beschrieb.

In der Recoustruktion Taf. X habe ich die vorhandenen Panzerteile mit den vorhandenen Extremitätenknochen combinirt, um eine ungefähre Vorstellung von der Grösse des ganzen Rückenpanzers zu erlangen. Ich glaube, dass die Fehlergrenzen hierbei so eingeengt sind, dass man ein leidlich wahrscheinliches Gesammtbild des Panzers gewinnen kann.

Das kleine Taf. IX, Fig. 4 abgebildete Panzerstück glaubte ich anfangs bilateral-symmetrisch so reconstruiren zu sollen, dass die grossen Buckeln als eine Reihe nur von kleineren Buckeln flankiert würde und das sonach sehr schmale Stück nur als Dach auf dem vorderen Teil des Schwanzes gesessen haben könnte. Von dieser Auffassung, die noch durch die punktierte Linie an der rechten Seite dieser Figur angedeutet ist, bin ich später abgekommen, da die Grösse der grossen Buckeln nach hinten zunimmt, und diese ganze Panzerbildung auf dem Schwanz mit dessen schwacher Wirbelbildung kaum vereinbar wäre. Ich glaube nun vielmehr, dass dieses Stück die Vorderkante des Panzers bildete, und die Buckel so dicht zusammengeschoben waren, weil sie an dieser Stelle zum Ansatz von Nackenmuskeln dienten, die bei den Schildkröten auch die Bildung des sehr festen und constanten Nuchale veranlassen.

Die Mikrostruktur der Buckel lässt, wie Figur 33 zeigt, eine schwammige, unregelmässige Knochenstruktur erkennen.

Die Panzerbildung, wie ich sie nach den vorliegenden Stücken in Tafel X rekonstruiert habe, bereichert zwar unsere Kenntnis von Panzerbildungen um eine neue Form, aber nicht um einen neuen Typus. Ähnliche Panzerbildungen finden sich in sehr verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Unter den Fischen zeigt der Roche *Urogymnus asperrimus* einen ganz ähnlich gebauten und in seinem Umriss geschlossenen Panzer, wenn auch die einzelnen, ihn zusammensetzenden Buckel kleiner bleiben als bei *Placochelys,* und die grösseren unter ihnen unregelmässig verteilt sind. Immerhin ist die Ähnlichkeit dieses Panzers mit dem von *Placochelys* recht auffallend. Derselbe besteht aber hier nicht aus Knochen, sondern aus vasodentinösen Schuppenbildungen, die gewöhnlich als «Hautzähne» bezeichnet werden. Sein Träger *Urogymnus* ist übrigens ein sehr junger Rochentypus, dessen bisher noch unbekannte fossile Reste erst im jüngeren Tertiär zu erwarten sein würden.

Allgemein bekannt ist die ebenfalls ähnliche Panzerung der Glyptodonten, die unter den Säugetieren ein Unikum darstellt, da eine solche, die Bewegung sehr stark hindernde Panzerung sich im allgemeinen mit der Beweglichkeit und Organisationshöhe terrestrischer Säugetiere nicht vereinbaren lässt. Auch hier besteht der Panzer aus einzelnen Knochenbuckeln, die im allgemeinen unter einander gleich und auch aussen ganz flach sind, aber am Rand auch zu ähnlichen Buckeln anschwellen, wie sie uns Fig. 4 der Taf. IX bei *Placochelys* kennen lehrte.

Das ähnlichste Bild in der gegenwärtigen Tierwelt bietet unstreitig der Rückenpanzer von *Dermochelys* und ihren ausgestorbenen Vorfahren des europäischen Tertiärs. Der Rumpfpanzer dieser Formen, der übrigens in ganz ähnlicher Weise wie die Rücken-, auch die Bauchseite bedeckt, besteht aus einem Mosaik kleiner Buckeln, die ihrer histologischen Entstehung nach durchaus dermale Gebilde sind.

Im Rückenschild (Fig. 34) heben sich einige Längsreihen dieser Mosaik-Buckeln stärker heraus und bilden so 7 Längskiele, einen medianen und je drei seitliche. Bei den tertiären Formen scheinen ähnliche, aber weniger spezialisierte

Verhältnisse vorzuliegen. Namentlich sind die einzelnen Buckeln nicht vorgewölbt, sondern bilden ein ganz ebenes Pflaster. So bestrickend die Ähnlichkeit der Panzerbildung von *Dermochelys* mit der von *Placochelys* ist, können wir beide doch keinesfalls in unmittelbaren morphogenetischen Konnex bringen. Denn es kann, wie alle neueren Forscher auf diesem Gebiete dargethan haben,[1] keinem Zweifel unterliegen, dass die Dermochelyden als die jüngsten Epigonen[2] der Seeschildkröten anzusehen sind, die ihrerseits ebenso sicher erst in der Juraformation ihren Ausgangspunkt von Landschildkröten genommen haben. Unter diesen Umständen können wir die Panzerung von *Dermochelys* und *Placochelys* zunächst nur physiologisch mit einander vergleichen, wir werden aber später sehen, dass der komplizierte Entwicklungsweg der Schildkröten die Möglichkeit nicht ausschliesst, dass in der Ausbildung des Panzers der Dermochelyden ein partieller Rückschlag zur ursprünglichen Ausbildung des Schildkrötenpanzers vorliegt, zu dem *Placochelys* in unmittelbarem morphogenetischen Konnex stehen dürfte. Auch histologisch bieten die Panzerstücke von Dermochelyden ein anderes Bild dar, als die Buckel von *Placochelys*. Ich habe in Fig. 35 das Bild eines Schliffes kopiert, den ich 1894 gelegentlich einer Untersuchung von W. Dames[3] über tertiäre Schildkrötenreste angefertigt und dort beschrieben hatte.



Fig. 35. Vertikalschliff durch eine Panzerplatte von *Psephophorus rupeliensis* van Beneden aus dem Septarienton von Boom in Belgien. Vergröss. circa 20 : 1.

Man bemerkt an diesem Bilde deutlich eine Sonderung in eine äussere dichte und eine innere sehr poröse Knochensubstanz. Eine solche Differenzierung fehlt den Panzerbuckeln von *Placochelys* durchaus.

[1] G. Baur: Zoologischer Anzeiger Bd. IX, 1886, p. 688 und Die systematische Stellung von Dermochelys Blainv.; Biolog. Centralblatt. Vol. IX, 1889, p. 191. — W. Dames: Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation; Palaeont. Abhandl. Neue Folge II. Heft, 4. Jena 1894. — E. C. Case: On the Ostrology and relationships of Protostega; Journ. of Morphology Vol. XIV, No. 1. 1897. — A. Götte: Ueber die Entwicklung des knöchernen Rückenschiides (Carapax) der Schildkröten; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LXVI, pag. 407. Leipzig, 1899. — L. Dollo: Sur l'origine de la tortue luth (Dermochelys coriacea); Bull. Soc. royale d. sciences médicales et naturelles de Bruxelles. Febr. Bruxelles, 1901. — Cochelone brabantica etc. et l'evolution des chélonicus marius. Bruxelles, 1903. — Eb. Fraas: Die Meerkrokodile (Thalattosuchia) des oberen Jura; Palaeontogr. Vol. XLIX. Stuttgart, 1902. — Thalassemys marina E. Fraas aus dem oberen weissen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten; Jahreshefte des Vereins f. vaterländ. Naturkunde. f. Württemberg. 1903, p. 72.

[2] Die hier erlangten Resultate können dadurch nicht erschüttert werden, dass Herr Prof. Rabl in Leipzig neuerdings die Annahme vertritt, dass die Chelonier äusserst primitive Wirbeltiere seien. Ihre Stammesgeschichte beweist das Gegenteil.

[3] W. Dames: l. c. pag. 24.

Einen in seiner äusseren Form ebenfalls ähnlichen Panzertypus zeigt das leider ganz isolierte Fossil, das H. v. Meyer aus dem oberen Keuper Bayerns als *Psephoderma alpinum* beschrieb, und das ich in Fig. 36 unter genauer Zugrundelegung aller vorhandenen Elemente restauriert habe.

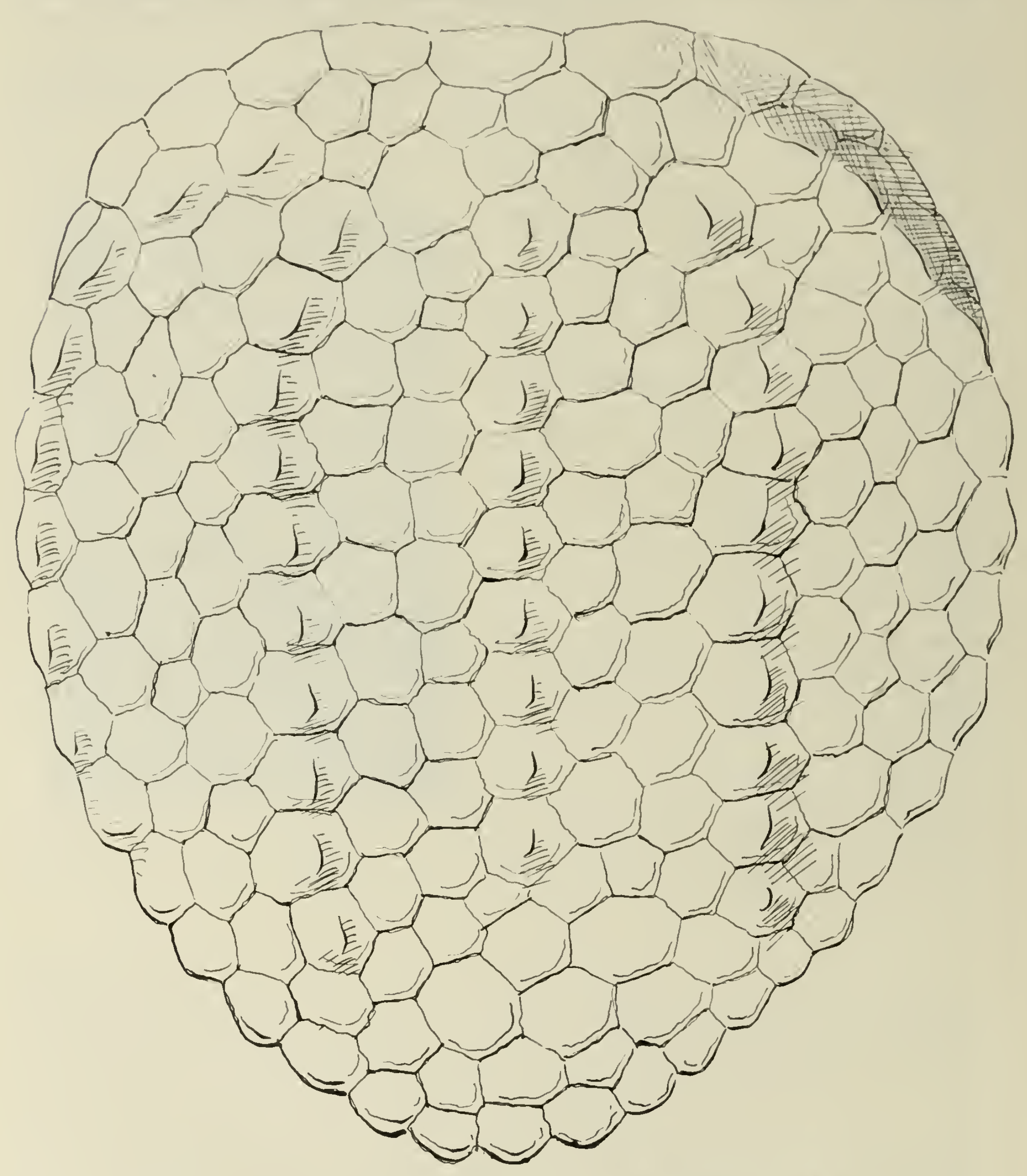


Fig. 36. Restauriertes Bild des Rückenpanzers von *Psephoderma alpinum* v. M. aus dem Dachsteinkalk von Ruhpolding in Bayern.

Da sich dieser Panzer ebenso wie *Placochelys* innerhalb des alpinen Keupers, wenn auch in ganz verschiedenen Schichten dieser Formation gefunden hat, lag die Wahrscheinlichkeit besonders nahe, dass derselbe einem Placodonten angehöre. Aber abgesehen von vielen Differenzen in der Form und Anordnung der

einzelnen Elemente dieses Mosaikpanzers, ist deren mikroskopische Struktur doch recht verschieden von dem Plattenbau bei *Placochelys.* Ein Vergleich des letzteren mit dem hier reproduzierten Bilde, das ich l. c. gegeben hatte, wird das ohne weiteres erläutern. Die Form der Markräume weicht sehr stark von denen bei *Placochelys* ab, und auch die feineren Strukturverhältnisse der histologischen Elemente zeigen Differenzen, so dass wir jedenfalls nicht ohne weiteres berechtigt sind, wie dies kürzlich mit grösster Bestimmtheit durch F. v. Huene[1] geschehen ist, *Psephoderma* als Panzer eines Placodonten auszugeben. Herr v. Huene sagt hierüber: «Auch die Anordnung der wenigen grösseren Platten zwischen zahlreichen kleineren ist bei beiden genau gleich. Bei *Psephoderma alpinum* sind allerdings nur gleichgrosse



Fig. 37. Vertikalschliff durch ein Panzerfragment des vorstehend abgebildeten *Psephoderma alpinum,* in circa 25-facher Vergrösserung.

Plättchen vorhanden». Von diesen sich widersprechenden zwei Sätzen ist natürlich nur der letztere richtig, wie ein Blick auf unsere Fig. 36 lehrt. Der in den Vergleich von Herrn v. Huene mit hineingezogene, nur in Fragmenten bekannte *Psephosaurus* ist aber nicht *Psephoderma,* auf dem obiger Vergleich in erster Linie fusste. *Psephosaurus* aber scheint nach der Ansicht von Eb. Fraas einem Nothosauriden zuzugehören, dessen Reste sich neben *Psephosaurus* finden. Wie vorsichtig man aber in der Beurteilung isolierter Panzerteile sein muss, das lehren uns Formen wie *Belodon* und *Aetosaurus,* die mit einer krokodilartigen Panzerung ganz andere Organisationsverhältnisse ihres sonstigen Skeletes verbinden und offenbar ganz verschiedenen Reptiltypen angehörten.

[1] F. v. Huene: Uebersicht über die Reptilien der Trias. (Jena. G. Fischer. 1902.) pag. 33.

Panzerbildungen, die wir unbedenklich denen von Placochelys gleichstellen könnten, sind uns also bisher nicht bekannt, und wir werden daher andere Organisationsverhältnisse mit zu Rate ziehen müssen, um uns das morphologische Wesen dieser Panzerung verständlicher zu machen. Hierzu bedarf es vor allem einer Klarstellung der Beziehungen, in denen der Panzer zu dem Axenskelet und den Rippen steht. Namentlich das Verhältnis der letzteren zu dem Rücken- und Bauchpanzer dürfte geeignet sein, uns die Art der Panzerbildung von *Placochelys* verständlicher zu machen.

## RIPPENKORB UND BAUCHPANZER.

Als obere Rippenstücke sind offenbar Knochen wie der Taf. VI, Fig. 1 abgebildete zu deuten. Dieselben zeigen die konvexe Seite — die obere der Fig. 1*a*, 1*c*, 1*d* — verbreitert, die konkave mit einem Kiel versehen. Schon hiernach können wir nicht im Zweifel sein, dass diese Rippenstücke ihre flache Seite nach oben gerichtet hatten, und dass ihre gekielte Seite nach innen gewendet war. Nun fanden sich aber drei solcher Rippenstücke in dieser Position unmittelbar unter dem Rückenpanzer, so dass wir daraus nicht nur ihre einstige Lage, sondern auch ihre formale Abhängigkeit von diesem Rückenpanzer klar erkennen können.

Leider fehlt an diesen Stücken das proximale Ende ebenso, wie das distale. Daraus könnte man schliessen, dass an diesen Stellen entweder der Knorpel in stärkerem Umfange erhalten blieb und die Erhaltbarkeit des Knochens beeinträchtigte. Da der Knochen aber bis an das proximale Ende fest verknöchert war, ist es viel wahrscheinlicher, dass das obere Rippenende mit dem Wirbel stark verwachsen war und deshalb abbrach. Aus der Form des inneren Kieles ist mit Sicherheit zu entnehmen, dass das rechte Ende der Fig. 1*a* und 1*b* das proximale war, mit dem die Rippe an der Wirbelsäule ansass, denn die Innenfläche der Rippe verflacht sich offenbar nach aussen, wie das in ganz analoger Weise bei allen Schildkröten zu beobachten ist. Auch entspricht die stärkere Biegung dieses proximalen Endes der Furche, die sich ursprünglich, wie bei allen Wirbeltieren, zwischen den oberen Bögen und den Rippen findet und erst sekundär durch das Tragen des Rückenpanzers ausgeglichen werden konnte.

Die glatten Seitenwände der oberen Rippenstücke (Taf. VI, Fig. 1*a*) beweisen, dass diese Flächen nicht mehr zum Ansatz von Muskeln dienten, dass diese der Bewegung des Rumpfes sonst dienenden Intercostalmuskeln also wohl ebenso verkümmert waren, wie sie es bei den lebenden Schildkröten sind. Da auch die Rippenköpfe keinerlei Ausbuchtungen als Capitulum und Tuberculum erkennen lassen, weisen auch sie auf die Unbeweglichkeit des Stammskeletes innerhalb des Rumpfes hin. Die Panzerbildung hat also hier offenbar schon eine volle Versteifung des Axenskeletes herbeigeführt, wie wir sie so typisch von Schildkröten kennen.

Die Taf. VI, Fig. 6—9 abgebildeten Knochenstücke bestehen offenbar aus zwei heterogenen Bestandteilen. Die langen kräftigen Stücke sind offenbar Rippenstücke. Die kleineren, die ihnen vorn und hinten angefügt sind, enden, wie Fig. 6*a*, 7*b*, 8*a* und 9 erkennen lassen, offenbar nach kurzer Längserstreckung am Rippenrande. Auch aus der entsprechenden Einbiegung der vorderen und hinteren Rippenränder ergibt sich die geringe Längsausdehnung der angefügten Stücke.

Diese letzteren können also keinesfalls als Rippenstücke, sondern nur als Teile eines dermalen Abdominalpanzers, d. h. als sogenannte Bauchrippen oder Gastralia angesprochen werden.

Die Gastralia zeigen eine sehr verschiedene Form. Einige erinnern mit ihrer schlanken Stabform (Fig. 2—4) unmittelbar an die der Nothosaurier. Die Fig. 3 abgebildete entspricht ziemlich genau denen der Mittellinie von *Nothosaurus,* nur dass die mediane Verdickung hier plumper und unförmlicher ist. Die den Rippenstücken ansitzenden Gastralia Fig. 6—9 sind teils stabförmig, teils unförmlich ausgebreitet. Die stabförmigen Stücke liegen an der konvexen Vorderkante, die breiten an der Hinterkante der Rippenstücke. Was die Lage der isolierten stabförmigen Stücke (Fig. 2—4) betrifft, so glaube ich, dass diese dem vorderen Teile der Bauchseite angehörten und den ventralen Stücken des Schultergürtels, besonders den Coracoiden aufgelagert waren.

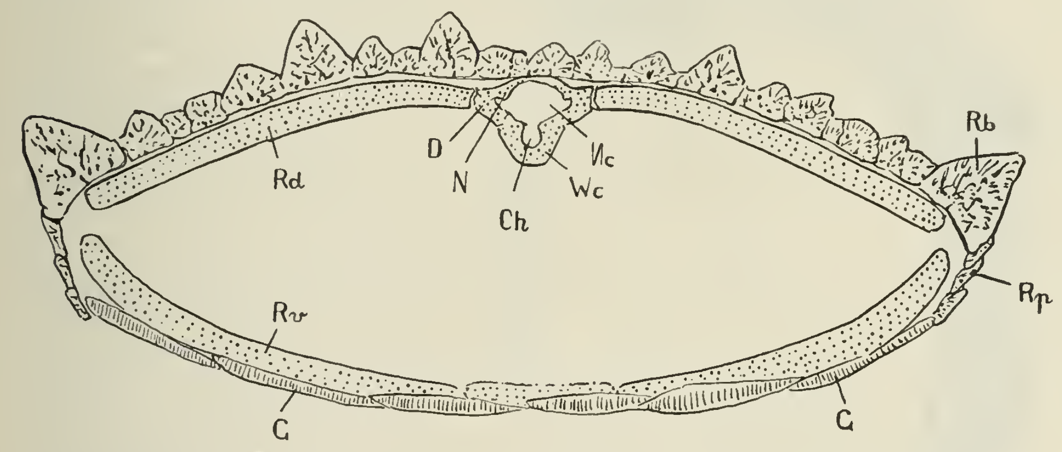



Fig. 38. Rekonstruierter Querschnitt durch den Rumpfpanzer von *Placochelys placodonta.* *Wc* Wirbelkörper, *Ch* Hohlraum innerhalb desselben, der wohl durch Chordareste ausgefüllt wurde, *Nc* obere Bögen, *D* Diapophysen, *Rd* dorsales Rippenstück, *Rv* ventrales Rippenstück, *Rb* Rückenbuckel, *Rp* Randschuppen, *G* Gastralia.

Wenn wir die von den Gastralien wesentlich verschieden gebauten Rippenstücke zweifellos als solche deuten müssen, dann können diese schon wegen der Anlagerung jener Gastralia nur der Bauchseite des Tieres angehört haben. Es ist ausgeschlossen, dass sie die distalen Enden der vorher besprochenen dorsalen Rippenstücke waren, zumal die schwache Krümmung beider beweist, dass sie in ziemlich spitzem Winkel an den Seiten des Rumpfes zusammengestossen sein müssen. (Textfigur 38.) Würden die distalen Rippenstücke in consequenter Biegung die Fortsetzung der proximalen Dorsalstücke gebildet haben, so würden sie noch unterhalb des Rückenpanzers, innerhalb von dessen seitlicher Umbiegungsstelle gelegen haben müssen. Dann aber wäre die Existenz der Gastralia an dieser Stelle unmöglich gewesen. Nach alledem können wir die Taf. VI, Fig. 6—9 abgebildeten Rippenstücke nur als ventrale Abschnitte der Rippenbögen ansehen und sie nur in einem Winkel zu den oberen Rippenstücken rekonstruiren, wie dies in Textfigur 38 geschehen ist.

Diese ventralen Stücke des Rippenbogens sind sonst in der Regel nicht verknöchert, sondern persistieren in knorpligem Zustande. Aber da die Verknöche-

rungsintensität wesentlich von der Leistung abhängt, die die Skeletelemente in jedem Falle auszuüben haben, so ist es verständlich, dass die Verknöcherung hier intensiver geworden ist, wo die Panzerung der Bauchseite ein Gegengewicht und eine wichtige Ergänzung zu der Kräftigung des Rückenpanzers bilden musste.

Zum Vergleich mit dem Fig. 38 rekonstrueirten Querschnitt der Skeletteile des Rumpfes von *Placochelys* habe ich in Textfigur 39 einen Querschnitt kopiert, den A. Goette[1] von einem Fötus der *Chelone imbricata* von 1 ctm. Carapax-Länge gegeben hat.

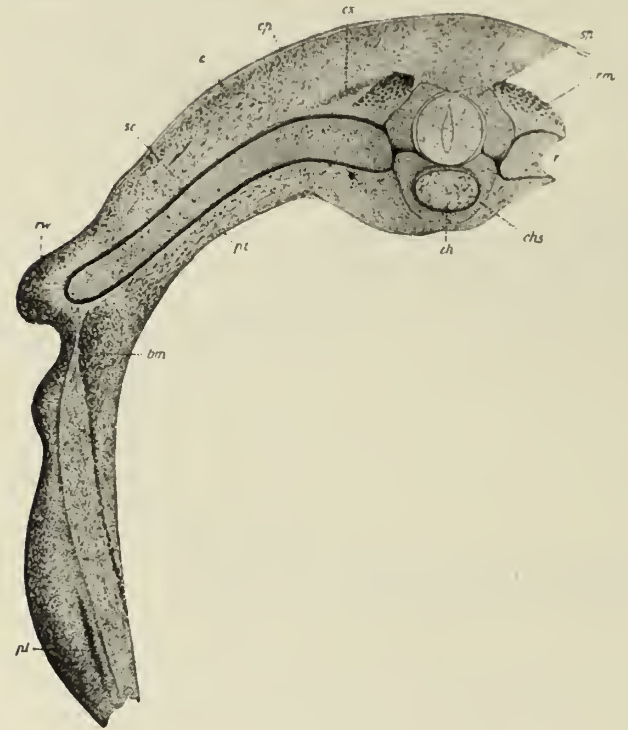


Fig. 39.

Querschnitt durch den Rumpf eines Fötus von 1 ctm. Panzerlänge der *Chelone imbricata* nach A. Goette.

*ch* Chorda, *chs* Chordascheide, *sp* Spinalhöcker, *rm* Rückenmuskel, *r* Rippe, *ex* Musculus obliguus externus, *c* Cutis, *ep* Epidermis, *sc* subcutanes Bindegewebe, in der bei *Placochelys* der Buckelpanzer entstanden sein dürfte, *rw* Randwulst, *pl* Plastron.

In der abgebildeten Darstellung Goette's würde die Chordascheide (chs) dem Wirbelkörper des erwachsenen Tieres von *Placochelys* gleichzusetzen sein, die Spinalhöcker (sp) deren oberen Bögen entsprechen. Die Rippe (r) entspricht genau deren Form bei *Placochelys* (Taf. VI, Fig. 1) Die mit *pl* bezeichnete Anlage entspricht vollkommen dem Gastralia unserer Fig. 38. Die in Goette's Figur (Figur 39) darunter liegende helle Schicht mit einem anderen Periost ähnlichen verdunkelten Randsaum ist hier nicht näher bezeichnet. Goette sagt indess im Text seiner Arbeit, dass die Anlage des Plastronskeletes ganz ähnlich erfolge, wie die des Carapax, vertritt aber im übrigen, wenn auch beiläufig, die Ansicht, dass das Plastron lediglich aus dermalen Elementen hervoginge. Denkt man sich zu unserer Darstellung der Skeletteile von *Placochelys* (Fig. 38) die weichen Gewebe, innen das Peritoneum (pt der Fig. 39), aussen die Cutis (c) und das subcutane Bindegewebe (sc) hinzu, so wird die Ähnlichkeit mit Goette's Fig. 39 so gross, dass ich auch unbedenklich den lichten Streifen in Goette's Figur unterhalb von *pl,* der Anlage der Gastralia, dem unteren Stück der Rippe unserer *Placochelys* gleichsetzen möchte.

Die ungleichmässige Ausdehnung der Gastralia, die nicht einmal links und rechts gleich gewesen sein dürfte, beweist eine gewisse Plötzlichkeit der Panzer-

[1] A. Goette: Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. LXVI. pag. 407. Leipzig, 1899.

bildung, da sich bei allmählicher Entwicklung bestimmtere Correlations- und Form-Verhältnisse ausbilden. Die Plötzlichkeit der Umbildung beweist aber ihrerseits den physiologischen Zwang der Neubildung und deutet an, dass die Placodonten bereits ähnliche Panzerbildungen als Erbstücke von Vorfahren übernommen hatten und sie nur durch intensive Verkalkung verstärkten. Tiere, die vom Land ins Wasser gehen, dann in der Ufer- und Brandungszone starkem Wellenschlage ausgesetzt sind, und genügenden Kalk zur Verfügung finden, pflegen sich zunächst einen schweren Panzer anzuschaffen. Da sie in dem neuen Medium anfangs doch unbeholfen und wenig beweglich sind, schadet ihnen ein ungefüger Panzer nicht, zumal er vom Wasser in seinem Gewicht sehr erleichtert ist. Hiernach scheint es mir wahrscheinlich, dass die Placodonten erst beim Übergang zum Meeresleben ihren Panzer verknöchern liessen und dementsprechend ihren Rippenkorb namentlich auf der Bauchseite verstärkten.

Die uns hier vorliegende Bauchpanzerbildung hat nur ein Analogon bei Tetrapoden in der Ausbildung des Plastrons bei den Schildkröten. Wenn sich auch bei Crocodilieren und einigen carbonischen Stegocephalen, wie z. B. *Oestocephalus* und liasischen Plesiosauriern die Gastralia kräftig entfalten, so geben sie doch ihre Selbständigkeit als Schuppen oder Stäbchen dabei nicht auf, und eine gleichzeitige Verwachsung derselben mit stark gekräftigten Rippen fehlt allen diesen Typen vollständig. Bei den Schildkröten dagegen finden wir eine noch viel kräftigere Ausbildung ventraler Panzerstücke, die offenbar erst sekundär bei jüngeren Typen wieder an Umfang verloren und ihren festen Zusammenhang aufgaben.

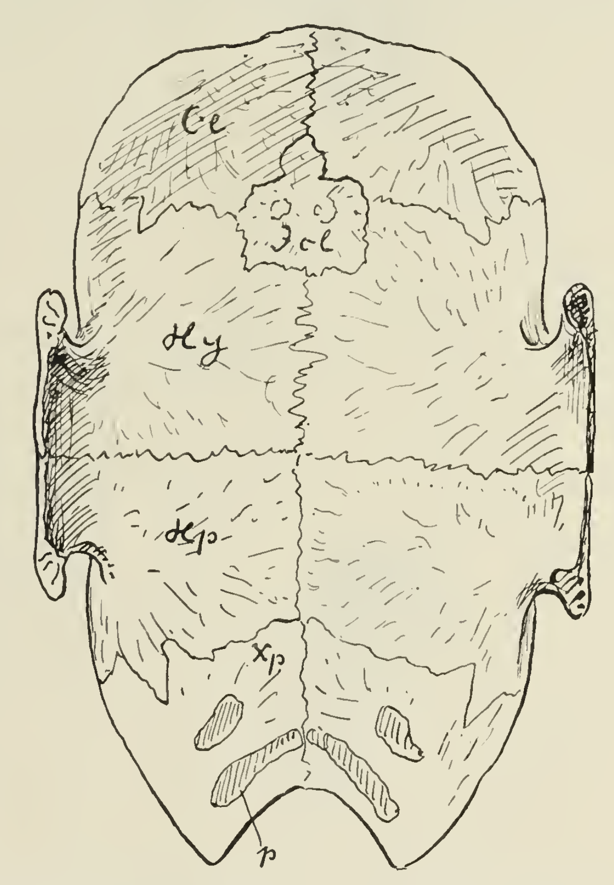



Fig. 40. Der Bauchpanzer oder das Plastron lebender Schildkröten. Typus der normalen Zusammensetzung. *Cl* Clavicula, *Icl* Interclavicula, *Hy* Hyoplastra, *Hp* Hypoplastra, *Xp* Xiphiplastra, *p* Narben des Beckens,

Der Bauchpanzer oder das Plastron setzt sich bei den Schildkröten in der Regel aus vier Paaren von Knochen zusammen, zu denen vereinzelt noch ein fünftes Paar hinzutritt, das zwischen dem zweiten und dritten Paar eingeschaltet ist (Fig. 40—41).

Die wesentlichen Differenzierungen sind durch die Figuren 42 und 43 veranschaulicht.

Das vordere Plattenpaar kann man ohne jedes Bedenken als Claviculae ansprechen, umsomehr als das ihnen caudalwärts angelagerte sogenannte Ento-

plastron sich zwanglos als Interclavicula verstehen lässt. Die folgenden Plattenpaare mit Ausnahme des letzten sind durch die Beinstellung der Schildkröten stark beeinflusst, indem sie von dem Humerus von vorn und von dem Fernur von hinten zusammengedrängt werden. Dadurch werden die Mesoplastra zunächst

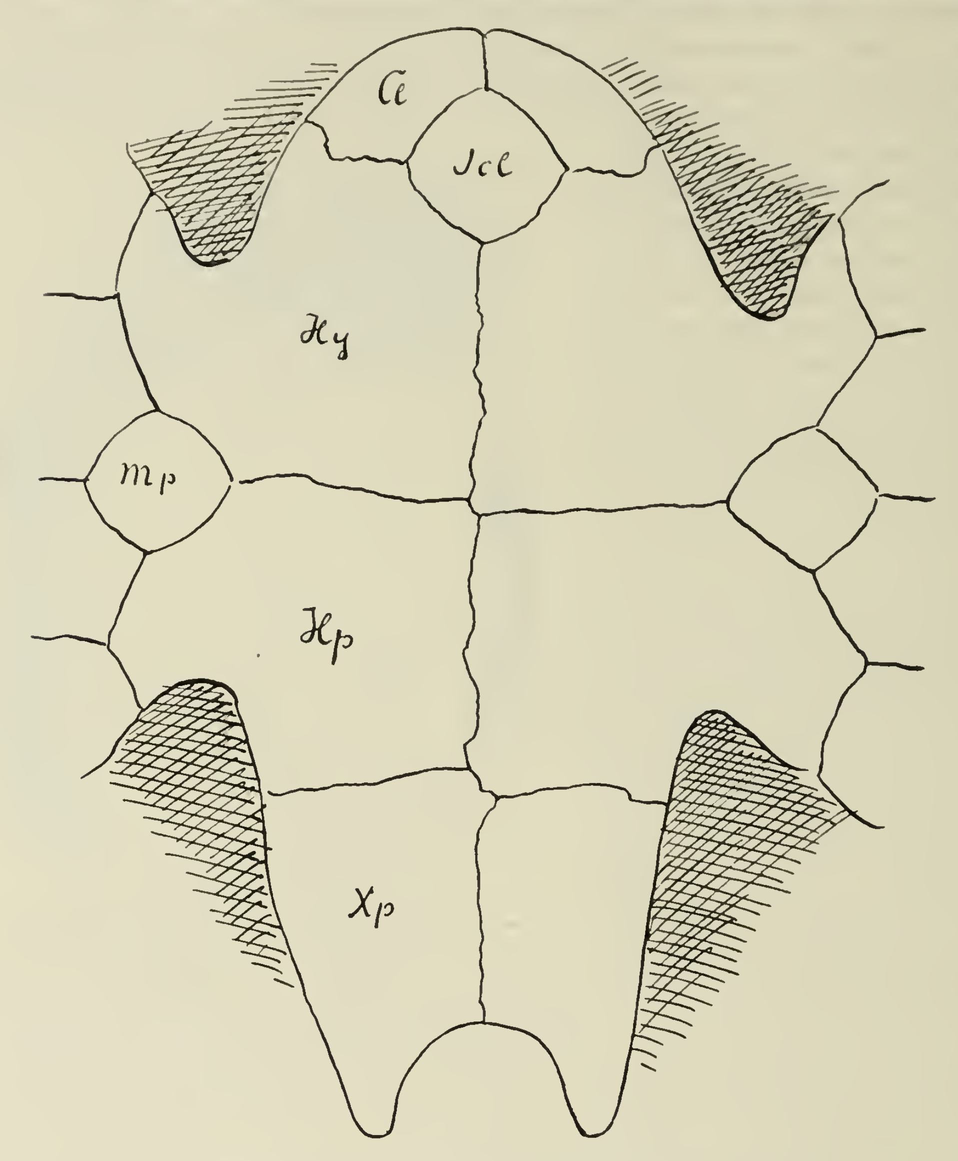



Fig. 41. Der Bauchpanzer oder das Plastron lebender Schildkröten.
Typus selteneren Zusammensetzung mit 5 Plattenpaaren.
*Cl* Clavicula, *Icl* Interclavicula, *Hy* Hyoplastra, *Mp* Mesoplastra, *Hp* Hypoplastra, *Xp* Xiphiplastra.

seitwärts, dann ganz verdrängt und bei den Trionychiden (Fig. 42) werden dann Hyo- und Hypoplastra zu einem einzigen Knochenpaar zusammengeschweisst. Gleichzeitig wird der Zusammenhang zwischen Carapax und Plastron aufgelöst, die «Brücke», die beide verband, verschwindet vollständig. Diese kontrollierbaren Etappen verweisen auf ein Ausgangsstadium, in dem die Brücke zwischen Carapax

und Plastron länger war als bei den jüngeren Formen. Ein solcher Zustand ist bei der ältesten bekannten Schildkröte *Psammochelys* aus dem Keuper Württembergs gegeben. Hier wird, wie FRAAS gezeigt hat, die Brücke nicht durch 5, wie bei den lebenden Formen, sondern durch 7 Rippen gebildet; diese Brücke ist natürlich lang, die Beinansschnitte am Plastron sind relativ klein.

Während ferner die typische Ausbildung des Plastrons bei der überwiegenden Menge und namentlich fast allen jüngeren Formen nur vier Plattenpaare zeigt, findet sich bei wenigen lebenden, aber einer ganzen Anzahl fossiler und gerade bei den ältesten Schildkröten noch ein Paar sogenannter Mesoplastra zwischen die Hyo-

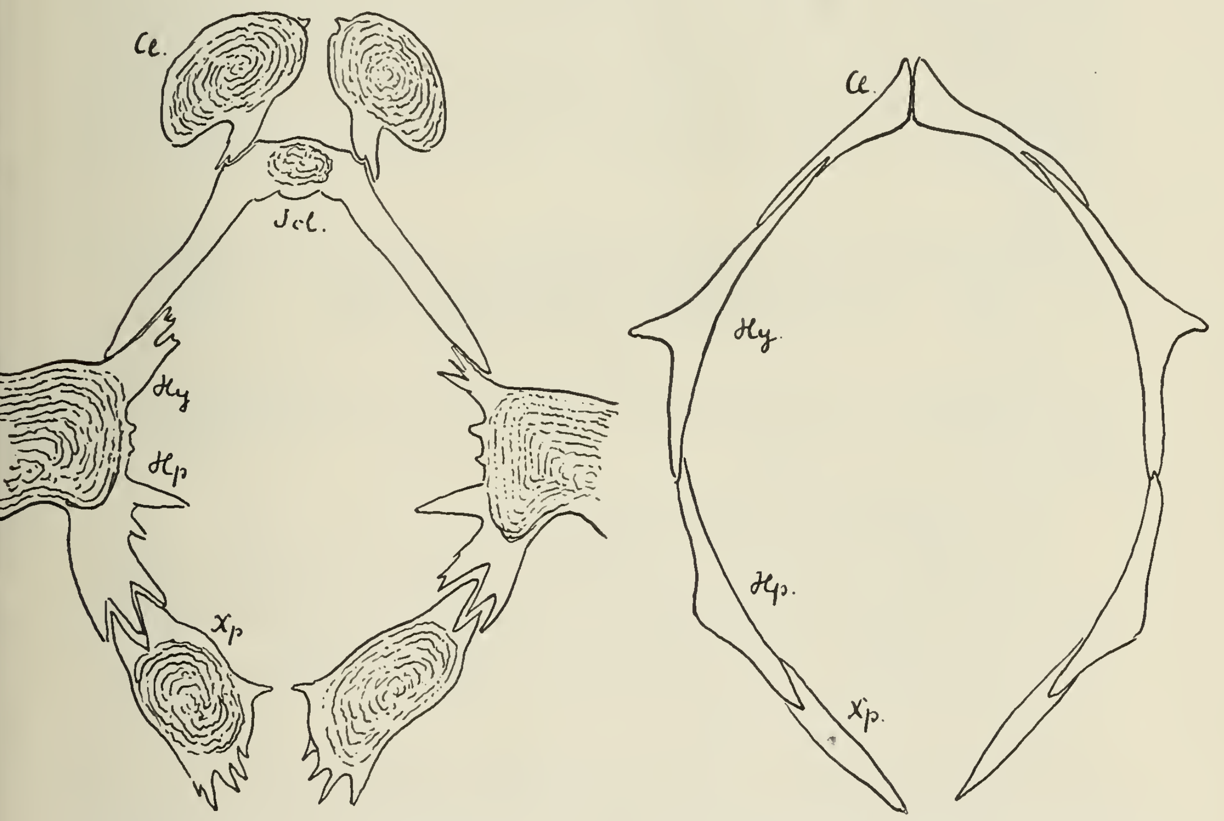



Fig. 42. Plastron der Trionychiden mit verschmolzenen Hyoplastra und Hypoplastra.

Fig. 43. Rudimentäres Plastron von *Dermochelys coriacea* mit stabförmig verdünnten Stücken und vollständigem Schwund der Interclavicula.

und Hypoplastra eingeschaltet (Fig. 41). Diese Zusammensetzung des Bauchpanzers wurde von E. FRAAS auch für die älteste bekannte Schildkröte *Psammochelys* aus dem oberen Keuper Württembergs angegeben.[1] Genaue Beobachtungen an den Original-Exemplaren dieser Form in den Sammlungen von Tübingen und Stuttgart haben in mir Bedenken gegen diese Auffassung erweckt. Wie mir auch Herr Professor E. FRAAS bei Betrachtung seiner Stuttgarter Stücke zugab, lassen sich die genannten Elemente des Bauchpanzers nicht mit Sicherheit in dem von *Psammochelys* erkennen; die mehr oder weniger unklar angedeuteten Grenzen lassen vielmehr eine

[1] L. c. pag. 418.

Zusammensetzung aus einer grösseren Zahl von Stücken vermuten, und es hat den Anschein, als ob deren Form und Anordnung noch keine bestimmten Regeln innehielten. Wenn sich dieser Anschein durch spätere günstigere Funde bestätigen sollte, dann würde diese älteste Schildkröte in ihrem Plastrons eine sehr bemerkenswerte Zwischenstellung einnehmen zwischen dem Typus der jüngeren Schildkröten und einer Bauchpanzerbildung, wie sie hier bei unserer *Placochelys* vorgelegen haben muss. Die flächige Verbreiterung ihrer Gastralia, deren Verwachsung mit den ventralen Enden der Rippen würde die Bildung eines zusammenhängenden Plastrons eingeleitet haben, dessen definitive Gliederung durch seine Funktionen begreiflich wird. Die Bewegung des Humerus und Femurs drängt die Elemente hinter und vor diesen Druckpunkten zur Bildung der Hyoplastra und Hypoplastra zusammen und diese selbst an einander, so dass auch die noch zwischen ihnen gelegenen Mesoplastra verdrängt werden. So scheint mir auch eine Ausbildung des Bauchpanzers, wie sie *Placochelys* zeigt, den Ausgangspunkt für die Entstehung des Schildkrötenplastrons darzustellen.

## VERGLEICH DES RUMPFPANZERS VON PLACOCHELYS MIT DEM DER SCHILDKRÖTEN.

Der Panzer der Schildkröten ist nicht nur durch seine weitgehende Spezialisierung bemerkenswert, sondern mehr noch durch seine phylogenetischen Wandlungen. Diese sind so kompliziert, dass dadurch allein schon die Klarstellung seiner Genese sehr erschwert wurde.

An der Bildung des Panzers beteiligen sich:

1. epidermale Gewebe meist in der Form eines Hornbelages;

2. cuticulare Hautknochen namentlich in der Peripherie des Rückenpanzers, als sogenannte Randplatten oder Marginalia, Nuchale und Pygalia, ferner als claviculare Elemente und als Abdominalskelet des Bauchpanzers;

3. das subcutane knöcherne Stammskelet namentlich mit den oberen Bögen der Rumpfwirbel und den Rippen.

Sehr bemerkenswert scheint mir, dass bei allen Schildkröten 8 Wirbel mit ihren zugehörigen Rippen zur Bildung des Rückenpanzers zusammentreten. Trotz aller Verschiedenheit der einzelnen Gruppen muss also die Panzerbildung aller Schildkröten und demnach wohl ihre gesamte Morphogenie auf einen Ausgangspunkt zurückgeführt werden. Diese Konstanz kann nur gewonnen sein in einem festen Verbande dieser acht Wirbel mit anderen Skeletteilen, die ein späteres Schwanken in der Zahl der heranzuziehenden Segmente des Stammskeletes verhinderte. Als solche Elemente können aber nur die ringförmig das Stammskelet umspannenden Marginalia mit Einschluss des Nuchale und der Pygalia, sowie das Verhältnis der Rippen zum Bauchpanzer in Betracht kommen.

Über das epidermale Hornskelet bestehen keine nennenswerten Meinungsverschiedenheiten. Seine phylogenetischen Wandlungen sind bisher noch nicht im Zusammenhange beachtet, trotzdem sie auch an den fossilen Skeleten leicht zu beobachten sind und Etappen und Richtungen ihrer Entwicklung historisch verfolgen lassen würden. Der Hornpanzer ist in schuppige Bezirke gesondert, deren

Grenzen sich mehr oder weniger tief in die Oberfläche des knöchernen Panzers eingruben. So kommt es, dass sie auf diesem meist deutlicher sind als die Grenzen seiner knöchernen Bestandteile.

Sehr viel komplizierter gestaltete sich die Beurteilung des knöchernen Skeletes.

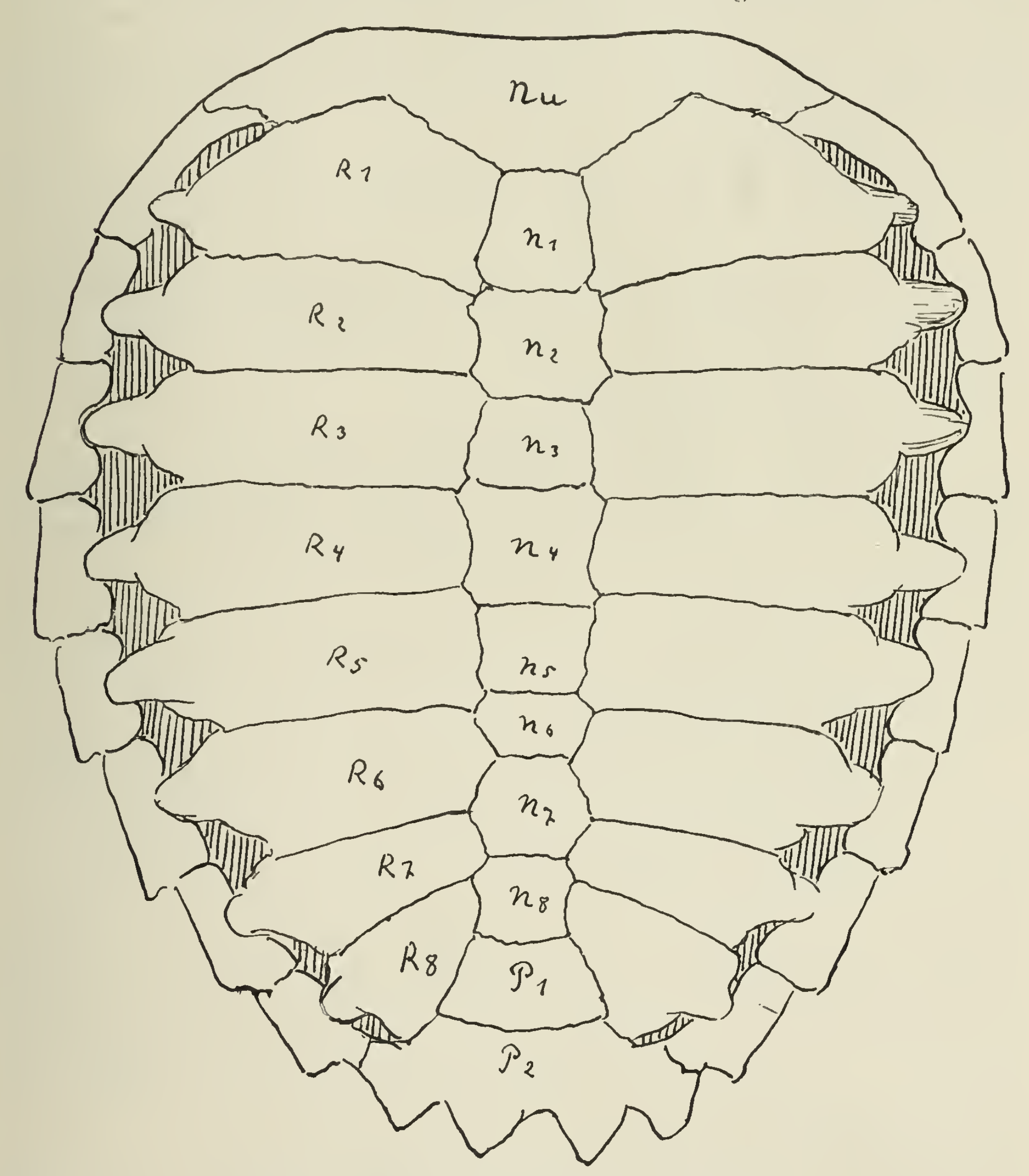



Fig. 44. Schema des Carapax der Testudinata.

$n_{1-8}$ Neuralia oder obere Bögen der 8 Thecalwirbel, $R_{1-8}$ die dorsalen Stücke der 8 Thecalrippen. Die dermalen Elemente sind *nu* das Nuchale, seitlich die Marginalia, $Py_{1-2}$ die Pygalia.

letes. Da sich bei allen Schildkröten der Rumpfpanzer scharf in ein dorsales und ein ventrales Schild sondert, so unterscheidet man

*a)* ein Rückenschild oder «Carapax»,

*b)* ein Bauchschild oder «Plastron».

Als ursprünglich berechtigt ist diese Teilung indessen nicht anzusehen, wenn

sie auch darin eine Stütze zu finden schien, dass man bis heute glaubte, eine gänzlich verschiedene Genese der beiderlei Hälften annehmen zu dürfen.

Die bisherigen Untersuchungen des knöchernen Panzers haben sich meist auf den Rückenpanzer, den Carapax, beschränkt und liefen auf die allgemeine Ansicht hinaus, dass derselbe aus einer Verschmelzung dermaler Elemente mit den Rippen und oberen Bögen entstanden sei. Man nahm dabei im besonderen an, dass die Rippenplatten (Costalia) aus einer solchen Verwachsung von Hautknochen mit den Rippen hervorgegangen seien.

Es ist das Verdienst von A. Goette,[1] diesen Irrtum durch embryologische Untersuchungen klargestellt zu haben. Er wies nach, dass keine dermalen cuticularen Skeletelemente mit den Rippen verschmelzen, und die «Costalia» demnach nur echte «costae» sind. Dermaler Herkunft sind dagegen nach dem übereinstimmenden Urteil aller Autoren die sogenannten Randplatten oder «Marginalia», die den neurocostalen Panzer umgürten und zu denen auch die Nackenplatte oder das «Nuchale» gehört, sowie die Pygalia, die am Hinterende des Rückenpanzers in der Fortsetzung der Neuralia liegen.

Wir finden also im Carapax der Schildkröten drei Elemente:

1. Die Mittelreihe, die aus den oberen Bögen der 8 in den Carapax einbezogenen «Thecalwirbel» gebildet wird, d. h. deren obere Fläche darstellt, während sich die seitlichen, abwärts gewendeten Teile der oberen Bögen oder Neuralia mit dem Wirbelkörper verbinden. Diese Teile kann man also unbedenklich als «Neuralia» ($n_{1-8}$) bezeichnen.

2. Die 8 paarigen Rippen ($R_{1-8}$), die das Hauptstück der Rippenbögen darstellen, welches gemeinhin als Rippe bezeichnet wird und im Schildkrötenpanzer durch Verbreiterung seiner Oberfläche in ganzer oder teilweiser Länge zur Verwachsung mit den Nachbarrippen und den Seitenrändern der Neuralia gelangt.

3. Die Randplatten oder Marginalia, die die unter 1 und 2 genannten Elemente des Carapax umgürten und in der Regel mit den seitlichen Enden der Rippen in ein geregeltes Lageverhältnis treten. Die in der Medianlinie vorn und hinten gelegenen Marginalia spezialisieren sich durch die besonderen Verhältnisse ihrer Funktionen. Das vordere wird zum «Nuchale», oder der Nackenplatte, an dem die Halskopfmuskeln ihren Stützpunk gefunden haben. Die hinteren medialen Platten füllen den dreieckigen Raum zwischen dem Nuchale und dem abgerundeten Hinterrande des Carapax aus. Da sie keine Veranlassung zu spezifischer Kräftigung haben, überschreiten sie das Mass der übrigen Marginalia nicht wesentlich, so dass meist ihrer mehrere den vorhandenen Raum ausfüllen. Sie werden als Pygalia bezeichnet.

Ein tiefgreifender Unterschied zwischen den centralen Teilen des Carapax, den Neuralia und Costae einerseits und den Marginalien andererseits springt sofort in die Augen. Erstens zeigen die Marginalia gegenüber den konstanten Verhältnissen der centralen Teile inkonstante Verhältnisse in Zahl, Form und Lage. Zweitens ist der Marginalkranz häufig durch Lücken von den zentralen Teilen getrennt (Fig. 44). Drittens sind die Marginalia einschliesslich des Nuchale ihrer Histogenese nach cuticularer, d. h. dermaler Herkunft, während die Costae und Neuralia subcutan entstehen und also dem mesodermalen Innenskelet zugerechnet werden.

[1] L. c. pag. 422.

Wir können also zweckmässig unterscheiden im Carapax einen Neurocostalpanzer und einen dermalen Ring- oder Marginalpanzer. Diese neue Bezeichnung ist nicht der Selbstzweck dieser Sonderung, dieselbe ist vielmehr, wie wir sehen werden, für das Verständnis der Wandlungen des Schildkrötenpanzers unerlässlich.

Die Differenzierungen, die der Carapax zeigt, lassen sich auf einen Zustand zurückführen, wie ihn Jugendformen von Landschildkröten zeigen, z. B. *Testudo,* von der ich nachstehend (Fig. 45) die Elemente des Carapax von einem neugeborenen, etwa 30 mm langen Individuum (Orig. Mus. Berlin) gezeichnet habe.

Die Differenzierungsrichtungen des Carapax lassen sich in Kürze dahin andeuten, dass

1. die Neuralia ungleich entfaltet werden können, vermutlich durch die Beziehungen zu der Skulptur der epidermalen Hornschilder,

2. dass die Costalia sich wieder auf ein normales Mass verschmälern können. Dieser bei den Seeschildkröten einsetzende Reduktionsprozess beginnt seitlich bei den Cheloniden (Fig. 44) und kann sich soweit fortsetzen, dass entweder wie bei *Allopleuron* aus der oberen Kreide von Mastricht nur ein schmaler neurocostaler Mittelrücken übrig bleibt, aus dem die verschmälerten Rippenenden wie dünne Gerten weit hervorragen, oder dass die Rippen in ganzer Länge ihren gegenseitigen Zusammenschluss aufgeben, wie dies bei den geologisch sehr jungen Dermochelyden der Fall ist,

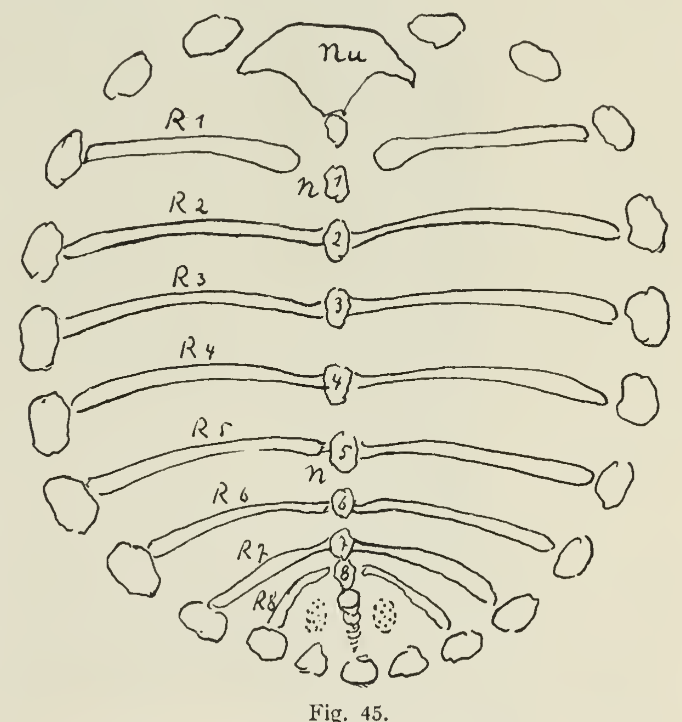



Fig. 45.
Anlage des Carapax bei einer Jugendform von *Testudo.* $N_{1-8}$ Neuralia, $R_{1-8}$ Costale, *nu* Nuchale. Doppelte Grösse.

3. können die Marginalia verschwinden, mit alleiniger Ausnahme des Nuchale, welches als Muskelstützpunkt offenbar für die ganze Organisation unentbehrlich geworden ist. Diesen Reduktionsprozess finden wir einerseits bei den Trionychiden, andererseits bei den Dermochelydiden.

4. Als Novum erscheint bei den Dermochelydiden ein Buckelpanzer, der die oben besprochenen Teile des eigentlichen Carapax, von dem Marginalpanzer allerdings nur mehr das Nuchale überzieht.

Eine bisher nicht beseitigte Schwierigkeit in der Beurteilung der dermalen Bestandteile des Carapax lag nun darin, dass bei den Dermochelyden *(Eosphargis, Psephophorus, Dermochelys)* über den ganzen Panzer ein dermaler Buckelpanzer ausgespannt ist, während unter demselben der neurocostale Panzer auf ziemlich

normal ausgebildete Neuralia und Rippen reduziert ist, aber noch ein Nuchale besitzt, das meines Erachtens dem vorher besprochenen dermalen Marginalkranze entstammt. Wir hätten demnach bei den Dermochelyden

1. aussen einen dermalen Buckelpanzer,
2. als Rest eines tieferen dermalen Skeletes ein Nuchale, sowie Teile des Plastrons,
3. das neurocostale Stammskelet.

Nun hat GOETTE in der zitierten Arbeit die Meinung vertreten, dass dem äusseren dermalen Buckelpanzer der Dermochelyden, der bei allen Schildkröten wenigstens in der Jugend repräsentiert sei, auch die Marginalia älterer Dermocheliden *(Protosphargis, Archelon)* zugehören, während die costalen Teile bei diesen Formen rückgebildet seien. Voraussntzung dieser Annahme müsste sein, dass innerhalb der Dermocheliden die Ausbildung des specifischen Mosaikpanzers älter sei, als die Rückbildung des neurocostalen Panzers. Dabei würde indess die historische Folge der Formen auf den Kopf gestellt, denn die Dermocheliden ohne jenen Buckelpanzer sind eben die ältesten Vertreter dieser Gruppe, die auch als Atheca bezeichnet wurde. Diese ältesten Formen, deren neurocostaler Panzer und Plastron ganz dem der heutigen Dermochelyden entsprechen, gehören bereits der oberen Kreideperiode an, während sich daran im Tertiär die Dermochelyden mit flachen Mosaikelementen des Hautpanzers und wenigen Längskielen auf diesem anschliessen, und *Dermochelys* mit buckelförmig vortretenden Mosaikstücken und 7 Längskielen auf dem Dorsalpanzer erst der geologischen Jetztzeit angehört. Zudem halte ich es für wahrscheinlich, dass die Verstärkung der epidermalen Elemente von dem Rückenfirst ausging, während sich der Mosaikpanzer nach GOETTE vom Rand aus ergänzt haben musste.

Andererseits stimme ich GOETTE darin bei, dass das Nuchale und das Plastron einer älteren Generation von Hautknochen entstammen, als der mosaikartige Buckelpanzer, da sie bei *Dermochelys* nicht nur unter dem Buckelpanzer liegen, sondern auch ontogenetisch sehr viel früher entstehen als dieser. Unsere Meinungsverschiedenheit bezüglich der Dermochelyden läuft also darauf hinaus, dass GOETTE die Marginalien der Schildkröten der letzten Generation von dermalen Skeletgebilden zurechnet, während ich sie mit dem Nuchale und dem Abdominalskelet auf eine Entwicklungsstufe stelle.

Die Randstücke oder Marginalia der Schildkröten scheinen mir nun als Rest des ursprünglich zusammenhängenden dorsalen Buckelpanzers von *Placochelys* viel leichter verständlich. Ihre dermale d. h. cuticulare Entstehung ist niemals in Zweifel gekommen, dadurch stehen sie auch nach dem neuesten Stand unserer Kenntnisse der Ontogenese des Rückenpanzers dem Neurocostalpanzer zu unvermittelt gegenüber.

Die Marginalia bilden, wie gesagt, gewöhnlich einen einfachen Ring um den Costalpanzer, und schliessen dabei ausser dem vorderen unpaaren Nuchale, hinten ein oder einige mediale Pygalia ein. Dadurch, dass diese Pygalia z. T. aus dem Rahmen eines einfachen Kranzes heraustreten und damit in die zentrale Fläche des Carapax hineingreifen, geben sie schon den Marginalien eine etwas weitere Bedeutung. Nun zeigt sich aber, dass diese dermalen Panzerelemente ursprünglich auch an anderen Stellen innerhalb des eigentlichen Kranzes vorkamen.

Bei *Psammochelys* aus dem Keuper Württembergs, der ältesten typischen

Schildkröte, fanden sich nach der Darstellung von E. FRAAS[1] vorn und hinten jederseits zwischen einem äusseren Kranz von Marginalschildern je eine innere Reihe gleichartiger Stücke, die über die Fläche des Costalpanzers bucklig oder kegelförmig vorgewölbt sind. FRAAS hat diese Stücke in seiner Rekonstruktion Fig. 1 pag. 409 und den dieselbe begleitenden Text als Marginalscuta und Submarginalscuta bezeichnet, d. h. ihre Individualisierung im Carapax den Grenzen der epidermalen Hornschilder zugeschrieben. In der Beschreibung des knöchernen

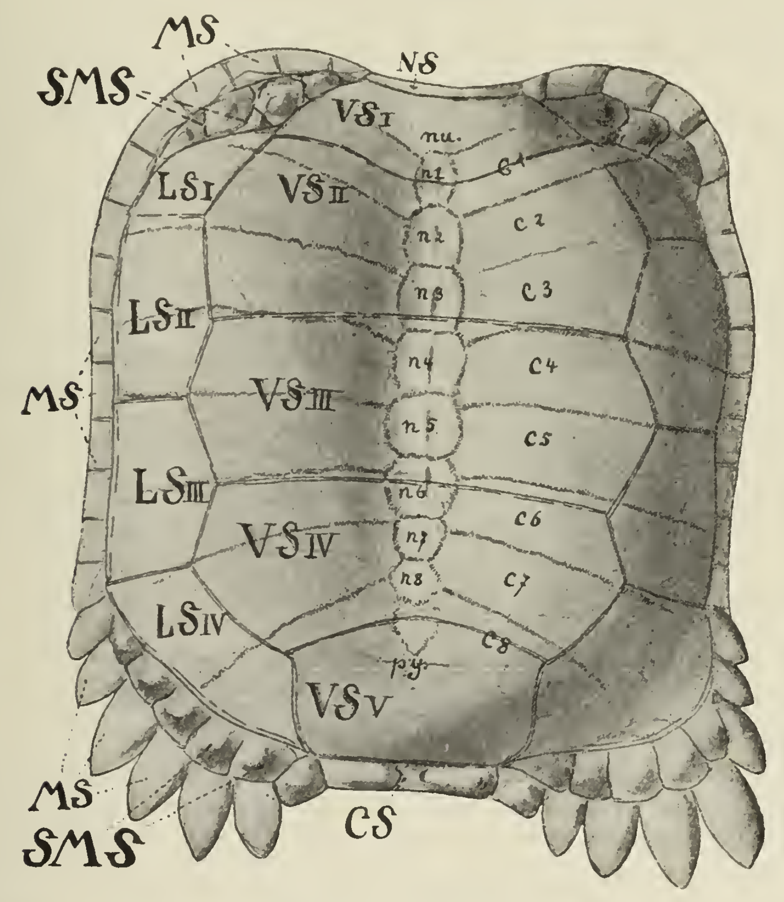



Fig. 46. Der Rückenpanzer von *Proganochelys* aus dem obersten Keuper Württembergs. Copie der Reconstruktion von EB. FRAAS.

$n_{1-8}$ die Neuralia, $c_{1-8}$ die Costalia, *LS* Lateralscuta, *MS* Marginalscuta FRAAS (Marginalia JKL.), *SMS* Supramarginalscuta FRAAS (Submarginalia JKL.), *CS* Caudalscuta FRAAS (Pygalia JKL.).

Rückenpanzers pag. 411 sagt er über diese Stücke: «Die Suturlinien der Randplatten sind bei unserem Stücke nicht nachweisbar. Bei dem Tübinger Exemplare glaubt man allerdings in zarten Linien, welche sich seitlich bemerkbar machen, Andeutungen dieser Suturen sehen zu können, aber auch dort ist die Frage nicht mit Sicherheit zu entscheiden.» Er sagt ferner bezüglich der vorderen Randplatten:

[1] EBERHARD FRAAS: *Proganochelys Quenstedti* BAUR (*Psammochelys keuperiana* QUENSTEDT; Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 1899. pag. 401).

«Sie waren hier, wie dies auch sonst bei Schildkröten der Fall ist, von kleinen rundlichen Hornschildern (Marginalscuta) bedeckt.» Hiernach kann, wenn dies auch aus den weiter angeschlossenen Bemerkungen nicht klar hervorgeht, wohl kein Zweifel obwalten, dass hier echte Marginalia vorlagen. Das wird auch durch Fraas' frühere Angabe bestätigt, dass dem äusseren, wie dem inneren Gesteinsabdruck des Carapax der Knochen des letzteren anhaftete. Sind aber die äusseren Randstücke echte, von Hornschildern bedeckte Marginalia gewesen, dann dürften auch die zentral an sie anstossenden in der gleichen Ebene erhaltenen Knochenbuckel gleichartige Gebilde des knöchernen Hautskeletes gewesen sein. Ihre buckelförmigen Vorwölbungen dürften ebenso wie die Marginalia einzelne Knochenstücke abgegrenzt haben und können nicht lediglich den Hornschuppen zuzurechnen sein. Wenn Fraas für dieselben kein Homologon unter anderen Schildkröten fand, hatte er ganz recht. «Es verleiht dies dem Tiere ein fremdartiges und von allen bekannten lebenden und fossilen Arten verschiedenes Aussehen.» Diese Charakteristik klärt sich auf, wenn wir die betreffenden Stücke als «Marginalia» und «Submarginalia», wie ich sie nun nennen will, dem dermalen Knochenskelet zurechnen. Die Erscheinung verliert aber ihre isolierte Bedeutung und wird sofort verständlich, wenn wir die Submarginalia als Homologe des intramarginalen Buckelpanzers von Placochelys betrachten. Damit ist nicht nur ihre Existenz, sondern auch ihre Lage und Form durchaus begreiflich und dem wahrscheinlichen Entwicklungsgange des Carapax zwanglos eingefügt.

Diese zunächst morphologische Einreihung gewinnt aber dadurch eine stammesgeschichtliche Bedeutung, dass *Proganochelys* als älteste Schildkröte aus dem oberen Keuper sich auch historisch eng an *Placochelys* aus dem unteren Keuper anschliesst.

Nach alledem scheint mir also der knöcherne Buckelpanzer von *Placochelys* fortzubestehen:

1. in den Marginalien und dem Nuchale aller Schildkröten;
2. in den intramarginalen Pygalien vieler Schildkröten und
3. in den Submarginalien der ältesten Schildkröte *Proganochelys.*

Andererseits ist wohl anzunehmen, dass auch die Knochenbuckeln von *Placochelys* einen Hornbelag hatten, der auch histogenetisch ihren Ausgangspunkt bildete. Dieser ancestrale Hornbelag würde nun bei allen Schildkröten repräsentiert sein durch die Hornschuppen der meisten Schildkröten und den Mosaikpanzer der Dermochelyden, bei denen er durch Verknöcherung wieder in grössere Tiefe der Haut gerückt ist.

Die bisherige Beurteilung des Bauchpanzers ging von der zweifellosen Beteiligung dermaler Bestandteile bei der Bildung des Plastrons aus und nahm eine lediglich dermale Entstehung desselben an. Bei *Placochelys* aber verwächst offenbar das Stammskelet der Rippen mit dem Abdominalskelet (den sogenannten Gastralia) und nach der Figur Goette's (Fig. 39) von Chelone ist zu vermuten, dass die Bestandteile des Plastrons bei den Schildkröten dieselben sind. Hiernach würde für das Bauchskelet der Schildkröten die Auffassung berechtigt sein, die man bisher fast allgemein für den neurocostalen Rückenpanzer für richtig hielt, und die Goette für diesen widerlegt hat. Wie nun durch *Placochelys* die Auffassung Goette's bestätigt wird, dass der knöcherne Rückenpanzer der Schildkröten abgesehen von den Randplatten, lediglich aus den oberen Bögen und den dorsalen

Rippenstücken gebildet wird, scheint mir andererseits durch das Verhalten von *Placochelys* hervorzugehen, dass das Plastron der Schildkröten, abgesehen von den clavicularen Stücken durch Verwachsung der dermalen Gastralia mit den ventralen Rippenstücken entstanden ist.

Die Genese des Schildkrötenpanzers ist vielleicht das interessanteste Problem der Skeletbildung der Wirbeltiere. Ich bin aber überzeugt, dass wir seiner Lösung nicht näher kommen, solange wir einen genetischen Zusammenhang zwischen Innen- und Aussenskelet bestreiten. Sagen wir uns aber von dieser didaktisch zugespitzten These los, dann wird der Schildkrötenpanzer gerade durch die Komplikation dieser bisher bestrittenen Beziehungen äusserst lehrreich.

Wenn auch für die Rippen die Annahme einer ursprünglichen Herkunft aus der Haut noch vielen Einwänden begegnen möchte, so ist eine solcher Herkunft für die Neuralia als oberen Bögen gesichert. Stegocephalen bei Jugendformen palaeozoischer Reptilien wie Stereosternum und bei Amphibien legen sich die oberen Bögen als Paare sculpturierter Hautschuppen an, wie auch die ihnen homologen Schädeldachknochen: Occipitalia superiora, Parietalia, Frontalia und Nasalia diese Herkunft bestätigen. Später fügen sie sich anscheinend wie die Rippen unter dem Einfluss der Stammuskeln dem Innenskelet ein. Auch bei den Schildkröten stehen sie damit in einem scharfen Gegensatz zu den Marginalien (incl. Nuchale und Pygalia), die ihre Herkunft aus der Haut auch ontogenetisch noch klar erkennen lassen. Das ist, wie gesagt, von Goette dargelegt, der aber von den eigentlichen Marginalien das Nuchale und die Elemente des Plastrons als eine frühere Generation von Hautknochen ausschied. Wenn ich die Frage im einzelnen bezüglich des Nuchale und des Plastron anders auffasste, so halte ich doch die Vorstellung auf einander folgender Generationen von Hautknochen für sehr fruchtbar und erweiterungsfähig. Dass diese dermalen oder cuticularen Knochenbuckel aus epidermalen Hornbuckeln entstanden, ergibt sich auch daraus, dass diese letzteren mit den Marginalien die gleiche Anordnung teilen, aber vollständig unabhängig in ihren Grenzen von dem Neurocostalpanzer sind. Nicht morphogenetisch, aber physiologisch wird die Bildung der Knochenbuckel aus Hornbuckeln demonstriert durch die nochmalige Bildung eines Buckelpanzers bei den Dermochelyden.

Wir finden also bei den Schildkröten mindestens 5 Generationen von Knocheneinwanderern von der Epidermis in das subcutane Bindegewebe.

1. Das älteste System würde durch das sogenannte Stammskelet, d. h. die 8 Thecalrippen und die oberen Bögen repräsentiert werden.

2. Später als diese Stücke müssen die clavicularen Stücke des Bauchpanzers (Clavicula und Interclavicula) eingewandert sein, da sie ihre dermale Anlage noch einwandfrei verraten.

3. Ein jüngeres System würde durch die Ossificationen gebildet, die unter- und innerhalb der Hornschuppen in der Cutis entstanden und zwar wahrscheinlich als ihre Träger vom Land- zum Wasserleben übergingen. Dieses System ist am reinsten repräsentiert als Buckelpanzer von *Placochelys*. Bei den typischen Schildkröten haben sich daraus nur die Marginalia gebildet, einschliesslich des vorn gelegenen Nuchale und der hinten medial gelegenen Pygalia.

Ob dabei das Nuchale, wie GOETTE annimmt, wieder älter ist als die übrigen Marginalia und Pygalia, ist zwar für die Gesamtauffassung sehr unerheblich, ich möchte indess diese Annahme nicht für nötig halten. Einerseits fügt es sich vollkommen als primus inter pares dem Marginalkranz ein, besonders einfach bei solchen Formen, bei denen der letztere sich von dem Neurocostalpanzer gänzlich abgelöst hat und diesen als freier Kranz umgibt, der eben nur vorn am Nuchale und hinten am Pygale mit dem Neurocostalpanzer verbunden bleibt. Andererseits wäre nicht wohl einzusehen, warum ein Nuchale an dieser Stelle in der Haut entstanden sein sollte, da es doch erst als Vorderkante eines grösseren Rückenpanzers einen Stützpunkt für die Nackenmuskulatur gebildet haben würde. Ich glaube also, dass das Nuchale nur das vorderste Marginale ist, und suche sein Homologon in einem oder zwei mittleren Randbuckeln, wie sie bei *Placochelys* wohl den Vorderrand des Buckelpanzers begleitet haben dürften (Taf. X.)

Dem gleichen System, wie diese dorsalen cuticularen Elemente, würden die Gastralia oder Bauchrippen angehören, die unter Anlehnung an die ventralen Rippenenden den hinteren Teil des Plastrons bilden.

4. Als weiteres dermales System würde der Buckelpanzer der Dermochelyden aufzufassen sein. AL. GOETTE nahm an, dass sich bei diesen Formen der cuticulare Marginalpanzer wieder zu einem vollen Panzer ergänzt habe. Da aber bei den spezialisiertesten Cheloniden aus der amerikanischen und aus der europäischen Kreide, die vermutlich als Vorfahren der Dermochelyden gelten können, die Marginalia sehr reduziert, aber keineswegs im Sinne des Dermochelydenpanzers angebracht sind, so glaube ich doch annehmen zu müssen, dass die Marginalia grösstenteils verschwanden, und dann erst die Neubildung des neuen Dermochelydenpanzers begann. Dabei erklärt sich dann auch die Überwachsung des Nuchale durch den neuen Buckelpanzer in einfacherer Weise.

5. Die jüngste Generation, die noch ganz der Epidermis angehört, würde durch das Hornskelet der Schildkröten gegeben sein.

Versuchen wir nun die Panzerung von *Placochelys* in diesen Rahmen einzufügen, so würden wir annehmen dürfen, dass seinen terrestrischen Vorfahren bereits ein Panzer aus epidermalen Hornbuckeln zukam, in ähnlicher Gliederung, wie ihn *Placochelys* (Taf. X), *Psephoderma* (Fig. 36) und *Psephosaurus* unter den Nothosauriden zeigen.

Mit dem Uebergang zum Wasserleben bildeten sich nun bei *Placochelys* wie den genannten Nothosauriden Verknöcherungen unterhalb seiner Hornbuckel in der Cutis.

So entsteht ein Rumpfpanzer aus dicken kegelförmigen Knochenbuckeln, die am Seitenrand zu einer Reihe besonders grosser Buckel anschwellen, darunter aber in Form dünner Schuppen zur Bedeckung der niederen Seitenflächen zwischen den vorderen und hinteren Füssen dienen. Unter diesem Dermalpanzer flachen sich die oberen Rippenstücke ab und werden zum inneren Stützapparat jenes Hartpanzers.

Ventral verdicken und kräftigen sich die distalen Rippenstücke. Mit ihnen verwachsen die Gastralia, die sich namentlich in den Zwischenräumen zwischen den distalen Rippenstücken flächig ausbreiten und verdicken.

So entsteht also bei *Placochelys* dorsal ein dermaler Buckelpanzer, unter dem die oberen Bögen und dorsalen Rippenstücke zwar zur Stütze gekräftigt sind, aber

noch keinen zusammenhängenden Carapax bilden. Ventral entsteht ein Plastron aus der Verschmelzung distaler Rippenstücke und des dermalen Abdominalskeletes (Gastralia).

Wenn ich also die Entstehung des verknöcherten Hautpanzers von *Placochelys* erst in deren Übergang zum Wasserleben verlege, so scheint mir doch andererseits die spezifische Gliederung ihres Panzers ein treues Abbild des Panzers ihrer terrestrischen Vorfahren zu zeigen, schon deshalb, weil die analogen Panzer von *Psephosaurus* und *Psephoderma* vermutlich nicht Placodonten, sodern nur Verwandten derselben angehörten. Wenn man sich also auch die Entstehung der Schildkröten auf dem Lande vorstellt, würde doch der Rumpfpanzer von *Placochelys* uns als Abbild des Urpanzers auch der Schildkröten dienen können, da diese wohl zweifellos aus demselben Vorfahrenkreise abstammen müssen.

Bei den ältesten Schildkröten würden also die dorsalen Rippenstücke einerseits medial mit den oberen Wirbelbögen, lateral mit den seitlichen Randbuckeln des primären Rückenpanzers verwachsen und damit diesen vorn und hinten auf acht Wirbel begrenzen. Die Buckel erhalten sich zunächst in mehreren Reihen, später nur in der Reihe der grossen Randbuckel, wie sie *Placochelys* zeigt. Ventral verschmelzen die distalen Rippenstücke vollständig mit den Gastralia und sondern sich in paarige Plattengruppen, hinten die Xiphiplastra, vor den Beinen die Hypoplastra, mitten die Mesoplastra, hinter den Armen die Hyoplastra. Vor diesen Verschmelzungtprodukten erhalten sich selbständig die Claviculae und die Interclaviculae. Später werden die posthumeralen und praefemoralen Stücke als Hyo- und Hypoplastra verstärkt und vereinfacht, die Mesoplastra zwischen ihnen verdrängt.

Der Rückenpanzer der älteren Schildkröten wäre also insofern aus dermalen und inneren Elementen gebildet, als diese eine zentrale Neurocostalplatte bilden, der sich randlich als Reste des Dermalpanzers die Marginalia anschliessen. Im Bereich der Neurocostalplatte bleiben nun die dermalen Elemente epidermale Hornschuppen, während die unter ihnen entstandenen Marginalia verknöchern und mit den Rippenenden eine festere Verbindung eingehen. Unter den Hornschildern nehmen als typische Besonderheit der Schilderöten die medianen «Dorsalscuta» den breitesten Raum ein.

Bei den Seeschildkröten sondert sich wieder die Neurocostalplatte von den dermalen Marginalien. Nur das vorn gelegene mediale Nuchale bleibt als Stützpunkt der Halsmuskeln dauernd in Zusammenhang mit der Neurocostalplatte, ebenso die den Neuralia in der Beckenregion folgenden «Pygalia». Im Bauchpanzer entstehen Lücken zwischen den Ventralstücken. Bei den Trionychia wirkt die Zusammendrängung durch Humerus und Femur weiter und führt zu einer Verschmelzung der Hyo- und Hypoplastra, während hinter ihnen die Xiphiplastra und vor ihnen die clavicularen Stücke stärker isoliert werden.

Bei den Dermochelyden («Atheca» Baur) entsteht nach Reduction des früheren Marginalpanzers ein neuer dermaler Buckelpanzer in ähnlicher Weise wie bei *Placochelys*, greift aber auch auf die Ventralseite über. Die Neurocostalplatte ist unter dem Buckelpanzer so reduziert, dass ihre Elemente wieder fast normale Form angenommen haben. Die ventralen Plastralstücke sind in normaler Lage erhalten, aber zu dünnen Spangen reduziert und isoliert.

# SCHULTER UND BECKENGERÜST.

Vom ***Schultergürtel*** liegen leider nur sehr dürftige und in ihrer Deutung zweifelhafte Reste vor. Der Taf. VI, Fig. 1*a* und *b* abgebildete Knochen dürfte wohl als Coracoid zu deuten sein. Da die Fig. 3 und 4 abgebildeten Stücke mit Wahrscheinlichkeit dem Becken angehören, wäre für den Fig. 1 dargestellten Knochen auch kein Platz im Beckenskelet. Zudem hat dieses Stück die normale Form des Coracoids von Meeressauriern, bei denen der Arm nicht wie bei Landtieren auf das Scapulare drückt, sondern einen Zug auf die ventral gelegenen Elemente und in erster Linie auf die Coracoidea ausübt. Diese sind daher bei Nothosauriern, Plesiosauriern, Mesosauriern, Ichthyosauriern und Krokodilen in der Symphyse breit verbunden und erhalten dadurch die eigentümliche S-förmige Schweifung des Vorder- und Hinterrandes, die auch in Fig. 1 zum Ausdruck kommt und z. T. ergänzt werden konnte. Ob die Ergänzung namentlich des proximalen Endes voll berechtigt ist, lasse ich dahingestellt sein. Dass indessen rechts oben in der Fig. 1*a* die Gelenkpfanne gelegen war, geht schon aus der dortigen Verdickung des Knochens klar hervor. Eine schwache Verdickung der links oben in der Figur gelegenen Vorderkante lässt ferner vermuten, dass an dem praeacetabularen Knochenrand an der Grenze gegen das Scapulare und Praecoracoid ein Foramen zum Durchtritt von Gefässen und Armnerven vorhanden war. Mit der punktierten Linie habe ich es schematisch so angedeutet, wie es sich auch bei ähnlichem Verlauf der Linien dieses Knochens bei Nothosauriern findet.

Es ist sehr zu bedauern, dass weder das Scapulare, noch die Clavicula erhalten ist. Die Kenntnis beider Knochen wäre schon deshalb sehr wichtig, weil dieselben bei den Schildkröten so eigentümliche Formen angenommen haben. Es wäre zu hoffen gewesen, dass *Placochelys* in dieser Hinsicht Aufklärung hätte geben können. Es kann ja wohl kein Zweifel mehr obwalten, dass der eigentümliche, nach vorn und unten gerichtete stabförmige Fortsatz des Scapulare der Schildkröten nichts anderes, als das Acromion und nicht etwa wie Gegenbaur wollte, das Praecoracoid ist. Ein solches müsste am Vorderrand der Coracoide liegen, wo sich auch tatsächlich knorpelige Reste bei lebenden Schildkröten finden, die in diesem Sinne zu deuten wären. Aus dem oberen braunen Jura (Bathonien) von Nordfrankreich liegt mir ein Knochen vor, den ich für ein Scapulare einer Schildkröte ansehe, und bei dem der bewusste Fortsatz noch breit und viel weniger auffällig erscheint als bei den jüngeren Schildkröten. So könnte also auch bei den Placodonten das Scapulare vielleicht relativ normal aussehen. Da viele Knochen des deutschen Muschelkalkes Placodonten angehört haben dürften, wollte ich die Aufmerksamkeit auch auf diesen bisher nicht zu klärenden Punkt richten.

Die Clavicula von *Placochelys* wird sich wohl nur wenig von der Form eines verbreiterten Stäbchens entfernt haben, da sonst wohl Reste derselben zur Beobachtung gelangt wären. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass das Taf. VII, Fig. 4*a* und *b* abgebildete Knochenfragment der Clavicula angehörte, aber irgend welche grössere Wahrscheinlichkeit möchte ich dafür nicht ins Feld führen, schon deshalb nicht, weil das Stück auch einer noch nicht bekannten Form von Bauchrippen angehört haben könnte.

Die Möglichkeit einer verwandtschaftlichen Beziehung von *Eunothosaurus* Seeley zu den Placodonten soll damit aber nicht bestritten sein.

Vom ***Beckenskelet*** liegt unverkennbar ein Element vor, das Taf. VI, Fig. *2a, b* abgebildet ist. Die dreiflächige Abstutzung des dickeren Endes kann nur an der Gelenkpfanne gesessen haben, wo eine der drei Flächen der Pfanne angehörte, die beiden anderen an den daran anstossenden Beckenknochen angrenzten. Ob das vorliegende Element aber nun das Ilium, Pubis oder Ischium war, ist kaum zu entscheiden, da das distale Ende des Knochens nicht erhalten ist, und die proximalen Abschnitte aller drei ähnlich ausgebildet sein konnten. In beistehender Textfigur habe ich das rechtsseitige Becken einer Schildkröte *Hydromedusa* (Original im zoologischen Museum Berlin) abgebildet, oben das Ilium, rechts das Pubis, links das Ischium. Diese Abbildung zeigt, wie ähnlich bei dem Becken eines schildkrötenartigen Tieres die einzelnen Elemente werden. Das einzige Moment, was an dem Stück von *Placochelys* zu näherer Bestimmung berechtigen könnte, ist die divergente Knochenstruktur an dem leider verletzten Oberrand.



Fig. 47. Rechtes Becken von *Hydromedusa*. Oben das Ilum rechts das Ischium, links das Pubis. $^4/_1$

Diese hierdurch angedeuteten, ungefähr gleichstarken zwei Ossifizierungsrichtungen könnten auf die beiden Sacralrippen hinweisen, die ja ursprünglich und normal bei den Reptilien zur Verbindung mit dem Becken herangezogen sind. Von den anderen beiden Beckenknochen, den *Ossa ischii* und *pubis* liegen vielleicht Reste in Gestalt der Fragmente Taf. VI, Fig. 3 und 4 vor. Dieselben müssten dann den distalen Ausbreitungen der genannten Knochen angehört haben und würden auf normale Ausbildungsformen dieser ventralen Stücke bei schwimmenden Meerestieren deuten. Die Angabe v. Huene's,[1] dass er bei mir ein *Os pubis* gesehen habe, das ganz demjenigen von *Eunothosaurus africanus* Seeley entspräche, kann sich nur auf das Taf. VI, Fig. 4 abgebildete Fragment bezogen haben, bedarf also einer weitgehenden Einschränkung. Ein diesbezüglicher Vergleich mit *Eunothosaurus* ist auch deshalb mit grosser Vorsicht aufzunehmen, weil auch von dieser Form nur ein unvollständiges Fragment des *Os pubis* vorliegt, und an dem fraglichen Stück von *Placochelys* gerade der für das *Os pubis* charakteristische Hinterrand mit dem *Foramen obturatorium* nicht vorhanden und nach dem vorhandenen Rest auch nicht zu ergänzen ist.

[1] F. v. Huene: Übersicht über die Reptilien der Trias, l. c. pag. 19.

## SKELETT DER FREIEN EXTREMITÄTEN.

Von den freien Extremitäten von *Placochelys* sind folgende Teile überliefert:
1. Der Humerus (Taf. VIII, Fig. 1.).
2. Das distale Ende des anderen Humerus.
3. Das linke Femur (Fig. 4—8).
4. Das rechte Femur.
5—7. Drei Mittelbeinknochen (Fig. 9—13).
8. Eine distale Phalange (abgebildet zwischen Fig. 16 und 5).

Daraus lassen sich zwar keine umfassenden Bilder der Extremitäten rekonstruieren, wohl aber die meisten Knochen ihrer Lage nach bestimmen und der allgemeine physiologische Habitus der Extremitäten erschliessen.

Von den Füssen unserer *Placochelys* sind die Taf. VIII abgebildeten Knochen erhalten, die offenbar demselben Individuum Nr. 1 angehören, sowie einige weniger gut erhaltene Knochenfragmente anderer Individuen, die eine Ergänzung zu den erstgenannten nicht boten und daher nicht abgebildet wurden.

Bemerkenswert ist zunächst, dass alle Knochen in sich sehr solide und schwer verknöchert sind, dass ihnen aber durchweg die Epiphysen fehlen. Da die Grenzfläche gegen diese meist unversehrt ist, so müssen die Epiphysen in knorpeligem, oder wenigstens schwach verknöchertem Zustande persistiert haben. Da das Individuum Nr. 1, dem wohl alle diese Extremitätenknochen — vielleicht der Knochen Taf. VIII, Fig. 14 ausgenommen — angehörten, ein ganz ausgewachsenes Tier war, so ist die knorpelige Erhaltung der Epiphysen also kein juveniler, sondern ein epistatischer Charakter, der durch die Lebensweise der Placodonten im Wasser genügend erklärt ist.

Die grössten vorhandenen Knochen, die paarweise vorliegen, müssen als ***Oberbeinknochen*** angesprochen werden. Als *Humeri* sind die Taf. VIII, Fig. 1*a*—*d* und Fig. 3 dargestellten Knochen zu deuten, da dieselben am distalen Ende ausser der für den Humerus charakteristischen Verbreiterung eine Rille zeigen, die nur dem sogenannten Foramen ectepicondyloideum entsprechen kann. In der Fig. 1*a* unten links und der Ansicht des distalen Endes Fig. 1*d* ist links diese Rinne sehr klar zu sehen, die nach Bojanus und Dollo's Ansicht[1] zur Aufnahme des Armnerven diente, der bei vielen Formen den Humerus in einem Loch durchsetzt, bei anderen, wie hier nur in eine Rinne oberflächlich eingelagert ist. Der Umstand, dass diese Rinne an dem weniger konvexen Rand des Humerus lag, beweist, dass sie vorn und aussen also «ectepicondyl», d. h. am Radius gelegen war. Da die genannte Bezeichnung fast unaussprechlich und wenig prägnant ist, würde ich die Bezeichnung dieses Canales als «*Canalis radialis*» für wesentlich besser halten. Das Wort Canal hat dabei noch den Vorteil, dass es sowohl auf ein Foramen radiale, wie auf eine Fossa radialis passt. Dementsprechend würde für das Foramen entepicondyloidenum, das hier übrigens nicht vorhanden ist, der Namen «*Canalis ulnaris*» vorzuziehen sein.

[1] L. Dollo: Premiére note sur le Simoidosaurien d'Erquelinnes; Bull. Mus. d'Hist. nat. de Belgique. Tome III. 1884—85. Bruxelles 1885. pag. 175.

L. Dollo bildet einen ganz ähnlichen Humerus von Champsosaurus ab. Seine ausgezeichnete Beschreibung dieser Form gestattet ohne Weiteres auch hier die Ecke, die sich oben an der konkaven Innenseite findet, als «Entotuberosität» anzusprechen.

Auch eine stärkere Krümmung zeichnet den Humerus gegenüber dem Femur aus. Es ist nicht ausgeschlossen, dass der stark zersetzte und lose gefundene Knochen Taf. VIII, Fig. 14—15 der Humerus eines anderen kleineren Exemplares wäre und etwa zu dem Taf. III, Fig. 1 abgebildeten Schädel gehörte. Die schwächere Verknöcherung seiner Enden und deren schlechtere Erhaltung würde wohl die Unterschiede verständlich machen, die namentlich sein distales Ende in dem Mangel eines Canalis radialis und einer schwächeren Ausbreitung zeigt, als sie Fig. 1 besitzt. Für einen Mittelbeinknochen, Unterarm oder Unterschenkelknochen möchte ich Fig. 14, 15 nicht halten, da namentlich sein proximales Ende gegen eine solche Annahme zu sprechen scheint Immerhin ist diese nicht auszuschliessen.

Die beiden *Femora* sind wohl erhalten und Taf. VIII, Fig. 4—8 in verschiedenen Ansichten abgebildet. Ihr proximales Ende, das die Epiphyse mit dem Gelenkkopf vermissen lässt, ist ziemlich dick angeschwollen, wie aus Fig. 5 und der Epiphysenfläche Fig. 6 zu ersehen ist, während Fig. 4 und 8 die schmälere Seite des oberen Endes zeigen. Das distale Ende ist stark verbreitert, freilich nicht so stark, wie am Humerus, aber immerhin doch so, dass Dicke und Breite sich hier fast wie 1 : 2 verhalten (Fig. 7). Die Zweiteilung der distalen Gelenkfläche in eine tibiale und fibulare tritt auch hier (Fig. 7, 8) deutlich hervor.

Von ***Unterarm- und Unterschenkelknochen*** liegen der Fig. 9 und 10, sowie der Fig. 11 und 12 abgebildete Knochen vor. Ob der Fig. 14 und 15 dargestellte, anscheinend nicht zu demselben Individuum gehörige Knochen derselben Beinregion zuzuschreiben oder vielleicht als Humerus eines kleineren Exemplares zu deuten ist, muss ich bei der mangelhaften Erhaltung seiner beiden Enden unentschieden lassen. Fig. 9 (9*a* und 10) dürfte entweder die Ulna oder die Fibula sein, die beide im primitiven Fussskelet die dominirenden Strahlen sind. Bei der annähernd gleichen Grösse und Form der Vorder- und Hinterbeine wird sich eine sichere Zuteilung dieses Knochens zu dem einen oder anderen kaum begründen lassen. Das Fig. 11 und 12 von oben und unten abgebildete Knochenfragment dürfte wohl das distale Ende eines Radius oder einer Tibia sein Auch die Unterschiede dieser beiden Knochen werden ziemlich geringe gewesen sein.

Von den ***Fusswurzelknochen*** liegt mir kein Stück vor; sie waren an unserem Funde wohl deshalb leicht zu übersehen, weil sie im Querschnitt der Gesteinstücke den vielen zerstreuten Querschnitten von einzelnen Panzerbuckeln, Rippen und Gastralien sehr ähnlich sehen mochten. Dass sie im knorpeligen Zustande persistierten, glaube ich also aus ihrem Fehlen nicht ohne weiteres folgern zu dürfen. Jedenfalls dürften aber nur geringe Anforderungen an sie gestellt worden sein, so dass sie vermutlich nicht zu einer polyedrischen Aneinanderfügung gelangten, sondern in rundlicher Scheibenform verharrten. Bei ihrer Rekonstruktion in der Taf. X habe ich mich von der Erwägung leiten lassen, dass sie einerseits an primitive palaeozoische Fusstypen, wie sie mir von *Scincosaurus* und *Stereosternum* vorliegen, erinnert haben mögen und andererseits zwischen einer Spezialisierung die Mitte halten mochten, wie sie etwa durch Nothosauriden einerseits und Cheloniden andererseits geboten wird. So gelangte ich zu einem natürlich nur hypo-

thetischen Bilde, das günstigere Funde wahrscheinlich in manchem Punkte modifizieren werden.

Von ***Phalangen*** liegt mir nur die eine Fig. 16 (Taf. VIII, zwischen den Fig. 1*b* und 5) abgebildete vor, die wohl ein zweites oder drittes Fingerglied einer der mittleren Zehen darstellt.

Die Phalangen liessen sich offenbar aus dem festen Gestein wegen ihrer geringen Stärke und Zerbrechlichkeit nicht gut herauspräpariren; andere sind offenbar wegen ihrer Kleinheit übersehen worden. Aus dem mergeligen Nebengestein, das auch andere Extremitätenknochen barg, ist mir indess erfreulicherweise jene vollständige Phalange (Taf. VIII, Fig. 16) überliefert worden. Sie ist kaum zusammengedrückt, sondern zeigt in ihrer äusserst flachen Form nahezu ihren ursprünglichen Querschnitt. Gegenüber der walzenrunden, für Landtiere typischen Form markiert sich also hier deutlich die Ausbildung des distalen Teiles der Füsse als Flossen. Diese Verbreiterung der Fussknochen in der Flossenfläche ist ganz allgemein das erste Stadium der Anpassung eines Tetrapodenfusses an eine schwimmende Lebensweise. Auch wenn die hier abgebildete Phalange keine Endphalange wäre, wäre kaum anzunehmen, dass die Zehe, der sie angehörte, eine freie Kralle trug. Das würde ja an sich nicht ausschliessen, dass andere Zehen dieses Fusses eine Endkralle trugen, wie dies ja z. B. bei Seeschildkröten der Fall ist. Der Vergleich mit den Nothosauriden macht es aber wahrscheinlicher, dass bei *Placochelys* alle Zehen einer freien Endkralle entbehrten. Ob ich mit dem Taf. X rekonstruierten Schema der Zehengliederung das Richtige getroffen habe, weiss ich natürlich nicht, hoffe es aber deshalb, da die hier angenommene Gliederung für den Verwandtschaftskreis typisch ist, dem die Placodonten angehört haben dürften.

## DIE KÖRPERFORM.

Die allgemeine Körperform von *Placochelys* kann sich nicht wesentlich von der einer Seeschildkröte entfernt haben. Der breite Kopf, der kurze, dünne Hals, der flache, ungefähr ovale Rumpfpanzer, die langen, flossenartigen Schwimmfüsse, der dünne Schwanz geben beiden Typen ein so ähnliches Gepräge, dass bei oberflächlicher Betrachtung der äussere Habitus beider kaum nennenswerte Unterschiede gezeigt haben dürfte. Die besondere Ähnlichkeit von *Placochelys* mit *Dermochelys* kann selbstverständlich nur als Konvergenz-Erscheinung gedeutet werden, aber hinter dieser Gleichförmigkeit steht offenbar als zwingende Macht nicht nur die Anpassung an gleiche Lebensverhältnisse, sondern auch eine gewisse Gleichartigkeit der morphogenetischen Grundlage.

Der hier gegebene Typus ist nicht sehr verbreitet unter den Wirbeltieren. Bei Fischen fehlen solche Körperformen gänzlich. Der Mangel eines Halses schliesst bei ihnen von vornherein eine nähere Ähnlichkeit aus, dazu kommt, dass der Kopf der Fische immer relativ gross ist und bei deprimierten Formen an der Verbreiterung des Rumpfes teilnimmt. Zudem sind die Beckenflossen bei den Fischen allgemein schwach entwickelt. Bei schwimmenden Formen wird der Körper seitlich komprimiert, um mit seinem hinteren Ende seitliche Druckbiegungen ausüben zu können. So sind also bei Fischen ähnliche Körperformen ausgeschlossen. Bei ähnlichen Tetrapoden kann es sich wegen ihrer Lungenatmung immer nur um ober-

flächliche Schwimmer oder um littorale Bodenbewohner handeln, die bei schlechter Schwimmfähigkeit in flachem Wasser auch die Möglichkeit der Luftatmung an der Hand behielten. Nur Typen der letzteren Art können mit *Placochelys* in Vergleich gezogen werden. Dabei kommen nur die Seeschildkröten und etwa noch die Plesiosaurier in Betracht. Zwischen beiden Typen wird die Körperform der Placodonten etwa die Mitte gehalten haben. Der Rumpf von *Placochelys* war jedenfalls breiter als der der Plesiosaurier und nicht so flach, als der der Seeschildkröten. Nach dem Fig. 38 dargestellten Querschnitt des Rumpfpanzers dürfte derselbe durch die Höhe der Seitenwand niedrig, kastenförmig gewesen sein, während derjenige der Schildkröten spindelförmig ist, und der der Plesiosaurier oval gewesen sein dürfte.

Der Hals umfasste wohl nur eine geringe Zahl von Wirbeln und näherte sich darin dem der Schildkröten, während er sich von dem der Plesiosaurier entfernte, deren Hals namentlich bei den älteren Formen sehr lang ist und eine grosse Zahl von Wirbeln enthält.

Der Kopf von *Placochelys* ist offenbar grösser gewesen, als bei den meisten uns bekannten Schildkröten und den älteren Plesiosauriern, während die oberjurassischen und cretaceische Plesiosaurier ja bekanntlich mit einem wesentlich grösseren, etwa normal grossem Kopf einen ziemlich kurzen Hals vereinen. Auch durch die kurze, breite Form muss der Kopf von *Placochelys* einigen Schildkröten wie *Euclastes, Chelydia* und *Pleurosternum* in seiner Gesamtform ähnlich gewesen sein.

Der Schwanz unseres Typus wird schwerlich lang gewesen sein, er wird ungefähr die Dimensionen wie bei *Plesiosaurus* gehabt haben und also auch dem mancher pleurodiren Schildkröten und Trionychiden geglichen haben.

Die paarigen Extremitäten mussten wohl den Charakter von Flossen gehabt haben und werden darin auch eine Mittelstellung etwa zwischen der der Nothosaurier und der der Seeschildkröten, z. B. *Chelone* eingenommen haben.

Alles in allem dürfte also *Placochelys* einen kurzen, breiten, niedrigen Rumpf, einen mässig langen Hals, ziemlich grossen Kopf, mässig langen Schwanz und schmale, ziemlich lange, zum Schwimmen angepasste Füsse gehabt haben, und mit dieser Körperform derjenigen wasserbewohnender Schildkröten am nächsten gestanden haben. In Taf. X habe ich diese Körperform in Rückenansicht zu rekonstruieren versucht, möchte aber ausdrücklich darauf hinweisen, dass die Gliederung von Hand und Fuss, sowie die Länge des Schwanzes durchaus hypothetisch ist, während die Form der übrigen Teile direkt oder durch Kombination mit mehr oder minder grosser Sicherheit festzustellen war.

## DIE LEBENSWEISE DER PLACODONTEN.

Die Verhältnisse, unter denen die Placodonten gelebt haben müssen, lassen sich aus ihrem geologischen Vorkommen und ihrer Organisation mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit entnehmen. Ihr Vorkommen in dem marinen aber interkontinentalen Muschelkalk der germanischen und ufernahen Gebiete der alpinen Trias, lassen uns nicht im Zweifel, dass die Placodonten Meeresbewohner waren, die sich offenbar nicht weit von der Küste entfernten. Ihrem Gebiss nach müssen sie ohne

Frage Muschelfresser gewesen sein, wenn sie natürlich auch Krebse und andere wenig bewegliche Bodenbewohner nicht verschmäht haben werden. Wenn sie nun Bodenbewohner waren, so können sie als Luftatmer nur in sehr flachen Meeresteilen gelebt haben, da ihnen sonst bei einer gewiss nur mangelhaften Schwimmfähigkeit der Weg bis zur Luft zu lang geworden wäre. Da ihnen ein kräftiger Ruderschwanz als Propeller sicher gefehlt haben dürfte, so konnten sie sich nur durch Ruderbewegungen ihrer Füsse fortbewegen, und das kann trotz Ausnützung aller sonstigen Vorteile, wie z. B. Veränderungen des statischen Druckes und dergleichen nur in einem sehr mässigen Tempo erfolgt sein.

Zu dem Abstossen der Muscheln von ihrem Standort, wird den älteren Placodonten ihr Schneidezahngebiss, der *Placochelys* der zugespitzte und wahrscheinlich mit einem Hornschutz versehene Schnabel gedient haben. Für das Aufknacken und Zerkleinern der Muschelschalen müssen die breiten, ungemein kräftigen Zähne ein ausgezeichnetes Gebiss gebildet haben.

Lungenatmer können am Boden des Meeres nur da leben, wo es sehr flach ist, ihnen also die unentbehrliche Luft stets in erreichbarer Nähe blieb. Ihrer ganzen Organisation nach mussten sie meist auf die Uferlinien beschränkt bleiben. Das dürfte auch als Grund gelten, dass ihre Skelete in unseren marinen Muschelkalksedimenten, die wohl zumeist in einiger Entfernung vom Ufer abgelagert sind, niemals im Zusammenhang, sondern nur in verschleppten Resten gefunden sind. Die Rückflut mag ihre Kadaver ins tiefere Wasser verschleppt haben. Das Leben in der unruhigen Gezeitenzone mag auch ihren Panzer verstärkt haben.

Von den Lebensgenossen unserer *Placochelys* im Keuper von Veszprém scheinen von Vertebraten nur einige Haie und Ganoiden existiert zu haben.[1] Die Placodonten lebten wohl überall rudelweise, denn wo wir überhaupt Placodontenreste finden, da zeigt sich in der Regel, dass die Placodonten relativ häufig sind, derart dass wenigstens im Laufe eines Jahres an den einzelnen Fundstellen meist mehrere derartige Individuen vorkommen.

## DIE GEOLOGISCHE VERBREITUNG.

Wir kennen Placodonten bisher nur aus der Trias Mitteleuropas. Schädel oder Schädelteile nur aus dem unteren Muschelkalk von Oberschlesien *(Cyamodus)*, Rüdersdorf bei Berlin *(Placodus)* und Thüringen *(Placodus)*, aus dem oberen Muschelkalk von Bayreuth in Bayern *(Placodus cyamodus)* und der Alpen, sowie aus dem unteren Keuper von Veszprém in Ungarn *(Placochelys)*. Nach einzelnen Zähnen ist eine Bestimmung der Gattung kaum möglich; nur die grossen Gaumenzähne ermöglichen eine Zuteilung zu *Placodus* einerseits oder *Cyamodus* und *Placochelys* andererseits. Indessen genügen einzelne Zähne vollkommen, um das Vorkommen der Familie festzustellen. Dadurch ist namentlich die Verbreitung der Placodonten in den Schichten des alpinen oberen Muschelkalkes und Keupers nachweisbar. Die Gattungen scheinen sich danach wie folgt zu verteilen:

---

[1] Siehe: Palaeontologischer Anhang; Wirbeltierreste aus der Trias des Bakonyerwaldes 1902; pp. 17—22.

| | | *Placodus* | *Cyamodus* | *Placochelys* |
|---|---|---|---|---|
| Keuper | oberer | | | |
| | unterer | | | U. A. |
| Muschelkalk | oberer | B. W. | B. | |
| | unterer | E. S. R. T. | S. | |
| Buntsandstein | oberer | E. | | |
| | unterer | | | |

*A* Alpen, *B* Bayreuth, *E* Elsass, *R* Rüdersdorf, *S* Oberschlesien, *T* Thüringen, *U* Ungarn, *W* Württemberg.

## DIE STELLUNG VON PLACOCHELYS UNTER DEN PLACODONTEN.

Nicht nur nach ihrem späten geologischen Auftreten, sondern auch aus morphologischen Gründen müssen wir *Placochelys* als den spezialisiertesten Typus der Familie betrachten. In erster Linie kommt hier in Betracht die Ausbildung des Gebisses. Schon die Reduktion der Zahnzahl auf allen bezahnten Knochen beweist die Spezialisierung. Wenn wir auch innerhalb der Theromorphen vielfach niedrige Zahnzahlen finden, können wir doch nicht im Zweifel sein, dass innerhalb der Familie die gleichartigere und vollständigere Bezahnung der Kieferknochen am Ausgangspunkte stehen muss.

Die genaueren Daten über die Zahnreduktion bei *Placochelys* sind in dem Kapitel über die Bezahnung zusammengestellt. Unter Hinweis darauf gebe ich hier eine übersichtliche Zusammenstellung der Gebisse der Gaumenflächen der drei Placodonten-Gattungen, sowie folgende Übersicht in Zahlen:

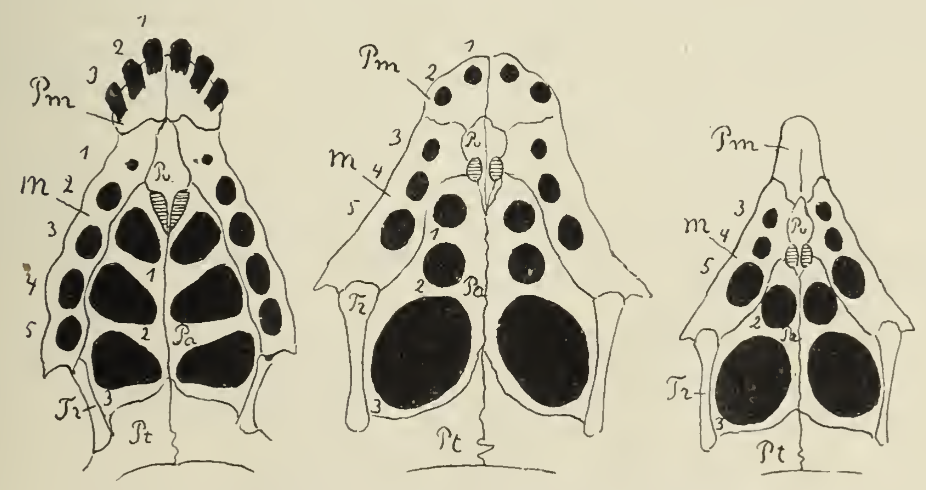



Fig. 48. Schematische Darstellung der palatinalen Gebisse von *Placodus*, *Cyamodus* und *Placochelys*.

| | *Placodus* | *Cyamodus* | *Placochelys* |
|---|---|---|---|
| Praemaxillarzähne . . | 3—2 | 2 | 0 |
| Maxillarzähne . . . | 5—4 | 4—3 | 3 |
| Palatinalzähne . . . | 3 | 3—2 | 2 |
| Unterkieferzähne . . | 3+3 | 2+2 | 0+2 |

Als positiver Spezialisierungsprozess tritt hierzu die Vergrösserung der hintersten Backzähne gegenüber den vorderen. Diese Differenzierung setzt allerdings schon bei *Cyamodus* ein, beweist aber dadurch die Abstammung dieser Gattung und *Placochelys* von *Placodus*.

Der Unterkiefer von *Placochelys* ist viel spezialisierter als der von *Placodus*. Ein Vergleich der pag. 24 gegebenen Textfiguren Nr. 10 und 11 zeigt namentlich eine starke Vergrösserung des Kronfortsatzes und des Dentale, sowie eine starke Zusammendrängung der hinteren Deckknochen, Supraangulare und Angulare bei *Placochelys*. Auch die Reduction des Scheitelloches bei *Placochelys* gegenüber *Placodus* und *Cyamodus tarnovicensis* ist als ein normaler Entwicklungsprozess zu deuten. Beachtung verdient ferner die starke Verbreiterung des hinteren Teiles des Schädels und die Kräftigung der Jochbögen, die beide auf eine stärkere Ausbildung der Kaufunktion zurückzuführen sind und also den Entwicklungsgang veranschaulichen, der wohl in erster Linie zu einer Sonderentwicklung der Placodonten gegenüber ihren Verwandten Veranlassung gab.

Schliesslich verdient die Ausbildung knöcherner Hautbuckel am Schädel Erwähnung. Bei *Placodus* scheinen dieselben an den Hinterrändern des Schädels und Unterkiefers noch gefehlt zu haben, dagegen scheinen sie wenigstens bei *Cyamodus* schon in ähnlicher Weise wie bei *Placochelys* ausgebildet gewesen zu sein. Die Entwicklung dieser Kopfbuckel dürfte in engem Zusammenhang mit der Ausbildung des Rückenpanzers gestanden haben. Es scheint mir wahrscheinlich, dass erst die Verknöcherung des letzteren die Ausbildung ähnlicher Panzerelemente auf dem Kopf verursachte, und dass die Existenz der letzteren bei *Cyamodus* schon auf eine ähnliche Ausbildung eines dorsalen Rumpfpanzers schliessen lässt. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen *Placochelys* und *Cyamodus* würde demnach in der Reduction der praemaxillaren und entsprechenden Unterkiefer-Zähne bei dem ersteren beruhen — wenigstens soweit unsere bisherige Kenntnis von *Cyamodus* reicht, die sich ja auf den Schädel beschränkt.

Nach alledem dürften wir wohl den verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Placodontengattungen am besten in der Weise gerecht werden, wenn wir *Placodus* zum Vertreter einer primitiveren und *Cyamodus* und *Placochelys* zu Vertretern einer spezialisierteren Familie der Placodonten machen. Wir erhielten demnach folgende Einteilung:

UNTERORDNUNG: **PLACODONTA** m. (= FAM. PLACODONTES v. MEYER).

1. FAM.: PLACODONTIDAE m. (= MACROPHALI v. MEYER).

GEN.: **Placodus** AGASSIZ.

2. FAM.: PLACOCHELIDAE m. (= PLATYCEPHALI v. MEYER).

GEN.: **Cyamodus** H. v. MEYER.

GEN.: **Placochelys** JAEKEL.

# DIE STELLUNG DER PLACODONTEN IM SYSTEM.

Der erste Irrtum des Grafen v. MÜNSTER,[1] LOUIS AGASSIZ[2] und HERMANN V. MEYER'S,[3] dass die Placodontenzähne Fischen angehörten, ist durch die genauere Untersuchung einiger Schädel von Placodonten durch RICHARD OWEN[4] endgültig erledigt worden. Bezüglich der näheren Verwandtschaft der Placodonten zu einzelnen Abteilungen der Reptilien verwies er in erster Linie auf die Ähnlichkeit des Schädelbaues von *Placodus* mit den Nothosauriergattungen *Simosaurus, Pistosaurus* und *Nothosaurus.*

Neue Funde von Placodontenschädeln, die nach OWEN'S vortrefflicher Arbeit gemacht und HERMANN V. MEYER zur Verfügung gestellt wurden, veranlassten diesen ausgezeichneten Monographen der mesozoischen Saurier Deutschlands die Placodonten einer eingehenden Beschreibung zu unterziehen,[5] da die vorher erschienene Beschreibung einiger Schädel durch FR. BRAUN[6] in Bayreuth auf einer zu geringen Kenntnis der Reptilien-Organisation fusste und daher einer wesentlichen Vertiefung bedurfte. HERM. V. MEYER kam zu dem Ergebnis, dass die Placodonten eine eigene Familie von Reptilien bilden und unterschied innerhalb derselben die *Macrocephali* mit der Gattung *Placodus,* die *Platycephali* mit der von ihm für *Placodus rostratus* MÜNSTER und *P. laticeps* aufgestellten Gattung *Cyamodus.* Über die Beziehungen der Placodonten zu anderen Sauriern sagt er l. c. pag. 183, dass die von OWEN betonte Ähnlichkeit mit *Simosaurus* und *Pistosaurus* nur eine äussere sei, und die Einzelheit des Baues dieser Formen sehr viele Verschiedenheiten aufwiesen. Namentlich, dass die Ausbuchtung der hinteren Schädelwand bei Placodonten und Nothosauriern in verschiedener Weise zustande kommen. MEYER weist dabei auch auf eine gewisse Ähnlichkeit des Placodonten-Schädels mit dem der Dicynodonten hin, hebt aber auch hier bedeutende Unterschiede beider hervor und bemerkt, dass eigentlich nur der Schädel von *Dicynodon lacerticeps* OWEN an eine Ähnlichkeit mit dem von *Placodus* denken liesse.

Die Idee, die Placodonten mit den Dicynodonten in Beziehung zu bringen, schien der nächsten Generation von Palaeontologen das einzige Mittel, den Placodonten überhaupt eine Stellung im System der Reptilien zu ermöglichen. Diese Anschauungen wurden namentlich von SEELEY[7] vertreten und von K. v. ZITTEL[8] übernommen, aber eine nähere Begründung fanden sie nicht.

---

[1] Graf v. MÜNSTER: Fossile Fischzähne von Bayreuth. Bayreuth, 1830; ferner: Beiträge zur Petrefactenkunde. Heft 4. 1843. pag. 123.

[2] L. AGASSIZ: Recherches sur les Poissons fossiles. Tome II. 1833—43.

[3] HERM. V. MEYER: Fossile Fische aus dem Muschelkalk von Jena, Querfurt und Espenstadt. (Palaeontographica. 1849.)

[4] RICH. OWEN: Description of the Skull and Teeth of the Placodus laticeps Owen, with indications of other new Species of Placodus and evidence of the Saurian Nature of that genus. Philosophical Transactions. London, 1858.

[5] Programm zum Jahresbericht der k. Kreislandwirtschafts- und Gewerbeschule zu Bayreuth für 1861/62.

[6] H. v. MEYER: Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias; Palaeontographica. Band XI. Heft 4.

[7] SEELEY: On the Thesiodontia; Philos. Transact. R. Soc. London 1894. Vol. 185. p. 1013.

[8] K. v. ZITTEL: Handbuch der Palaeontologie III. 466.

Der einzige Autor, der sich in den letzten Jahren eingehender mit der Herkunft der Placodonten beschäftigt hat, ist Herr Dr. v. HUENE, der in seiner Uebersicht über die Reptilien der Trias [1] der Lösung dieser Frage mehrere Kapitel gewidmet hat. Was zunächst seine Auffassung des Placodontenschädels anbelangt, so glaube ich nun nach meiner Kenntnis des Schädels von *Placochelys* annehmen zu müssen, dass auch bei *Placodus* manche Verhältnisse etwas anders sind, als Herr v. HUENE angegeben hat. Für die Ausbildung der Choanen habe ich dies bereits durch die Taf. IV abgebildete Gaumenfläche nachweisen können. Vor allem dürfte aber auch die Hinterwand des Schädels von *Placodus* wesentlich anders zusammengesetzt sein, als es v. HUENE's Fig. 16 pag. 17 darlegt. Die allgemeine Plastik derselben stimmt zu gut mit der von *Placochelys* überein, als dass die Uebereinstimmung sich nicht auch auf die gegenseitige Beziehung und Abgrenzung der einzelnen Elemente erstreckt haben sollte. Diese konnte ich, wie gesagt, bei *Placochelys* ganz klar ermitteln (Taf. II, Fig. 1). Sie zeigt namentlich eine deutliche Sonderung der Epiotica von den Occipitalia lateralia (Exoccipitalia) und keine nennenswerte Beteiligung der letzteren an der Bildung des Condylus. Auch das sogenannte Interparietale erscheint mir mehr als fraglich; den hierfür angesprochenen Teil der Hinterwand kann ich bei *Placochelys* sicher als Occipitalia superiora ansprechen. Bei *Placochelys* sondert sich zwar median an der oberen Kante der Parietalia ein flacher knöcherner Buckel etwas von seiner Unterlage ab, aber eine sichere hereditäre Bedeutung kann man dieser mit der ganzen Panzerung zusammenhängenden äusseren Verdickung schwerlich zuschreiben. Ferner finde ich an Stelle des «Opistothicum» HUENE's (*Oo* seiner Fig. 16) nur einen Durchbruch (siehe hier Taf. II, Fig. 1), der von den medialen Zapfen des Squamosum lateral begrenzt wird. Derselbe findet sich auch bei Sphenodonten, Plesiosauriden, Schildkröten und Ichthyosauriern aber nicht bei Dicynodonten, deren Hinterwand HUENE gerade zum Vergleich mit der von Placodonten abbildet. Indem v. HUENE hiernach SEELEY's Ansicht, dass die Placodonten zu den Anomodontiern gehören, übernimmt, spricht er sich freilich pag. 18 etwas unsicher aus. Er sagt z. B. «Es ist wohl wahrscheinlich, dass die Placodontier mit *Deuterosaurus* und *Rhopalodon* verwandt sind, aber die Differenzen nicht nur im Schädel, sondern auch im Skelet sind doch auch wieder so gross, dass dies nicht unbedingt feststehen dürfte. Immerhin kann ich auch im Skelet nichts finden, was gegen eine solche direkte Verwandtschaft spricht.» Das klingt zwar recht unsicher, aber in allen allgemeineren Betrachtungen erscheinen nun die Placodonten als echte Anomodontier, wogegen eine Beziehung derselben zu Schildkröten und ihre direkte Verwandtschaft mit Nothosauriern von Herrn v. HUENE bestritten wird.

Von Anomodontiern im allgemeinen zu sprechen hat aber meines Erachtens wenig Wert, denn die Organisation der von den einzelnen Autoren dazu gerechneten Formen ist grundverschieden. Dazu kommt, dass die meisten Angaben über Einzelheiten ihres Skeletbaues so unbestimmt oder so unsicher sind, dass sich damit alles und nichts begründen lässt. Sobald wir eine genauere Kenntnis der einzelnen Formen erlangt haben werden, wird sich zeigen, dass die Anomodontier in sehr verschiedenartige Reptiltypen zerlegt werden müssen. Dann erst wird es möglich sein, aus dem Perm die Vorfahren der einzelnen triadischen Formenkreise

[1] Jena Gust. Fischer 1902. pag. 16—20, 32, 33.

zu ermitteln. Die Ordnung der Theromorpha ist zunächst nur ein systematischer Ausdruck unserer Unsicherheit in der Kenntnis der synapsiden Reptilien des Perms. Für jetzt möchte ich mich darauf beschränken, wenigstens die Beziehungen zu dem Typus der Anomodontier etwas klarer zu stellen.

Um mir zunächst über die Organisation typischer Anomodontier ein eigenes Urteil zu verschaffen, habe ich eine sorgfältige Praeparation eines Dicynodonten vorgenommen, den mir Herr Prof. Gotsche aus dem Hamburger Museum freundlich lieh, und den ich anderwärts [1] eingehend beschrieben habe. Dieses Objekt ergab nun, dass Udenodon und mit ihm wahrscheinlich auch die übrigen Dicynodonten vor allem eine ganz andere Gaumenbildung besassen, als sie irgend ein Reptil aufweist, dass diese so säugetierartig ist, dass schon daraufhin eine Beziehung dieses Formenkreises zu den Säugetieren nicht von der Hand zu weisen ist. Dazu gesellte sich die Ausbildung eines doppelten Condylus am Hinterhaupt, und — wenn auch nicht bei dem äusserst spezialisierten Udenodon, so doch bei seinen indifferenteren Verwandten — eine Gliederung des Gebisses in Schneide-, Eck- und Backzähne von säugetierartigem Typus. Nach alledem glaubte ich annehmen zu müssen, dass die Dicynodonten dem einstigen Ausgangspunkt der Säugetiere sehr nahe gestanden haben. Sicher ist jedenfalls, dass sich die Dicynodonten in den genannten Merkmalen weit von allen uns bekannten Reptilien entfernen, und dass sie also als Ausgangspunkt typischer Reptilien wie der Placodonten, nicht mehr in Betracht kommen können.

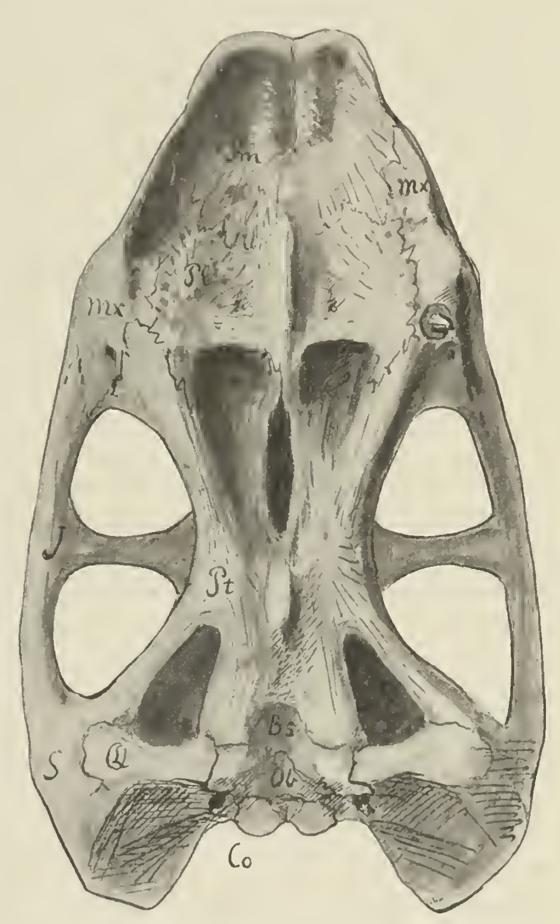



Fig. 49. Diplopalatine Gaumenfläche des Schädels von *Udenodon pusillus* Jkl. aus Perm in doppelter Grösse.

*Pm* Praemaxillen, die keine mediane Öffnung frei lassen, *Mx* die Maxillen, deren linke (rechtsseitig in der Figur) einen rudimentären Zahn in einer Alveole zeigt, *Pa* Palatina mit dem vomeralen Mediankamm, hinter ihnen die Choanen durch den Vomer als Septum getrennt, *Pt* Pterygoidea, *J* Jugalia, *S* Squamosa *Q* Quadrata, deren Abgrenzung nur an der medialen Seite klar ist, *Bs* Basispheroid, *Ob* Occipitale Basilare, *Co* die lateralen Condyli.

In der vorstehenden Textfigur habe ich die Gaumenfläche von *Udenodon pusillus* Jkl. dargestellt. Ein Vergleich dieser Figur mit den Taf. III und IV sowie

[1] Über den Schädelbau der Dicynodonten; Sitz.-Ber. der Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin. Oct. 1904.

pag. 9 dargestellten Gaumenfläche eines Placodonten dürfte meine Auffassung bestätigen.

Andere Anomodontier kenne ich persönlich leider nicht und auf die doch sehr undeutlichen Darstellungen SEELEY's ein Urteil zu gründen, halte ich mich nicht für befähigt. SEELEY unterschied innerhalb seiner Anomodontia die *Therosuchia* und die *Therochelonia* wesentlich auf Grund ihrer Gaumenbildung. Da ich nun aber gerade die Gaumenbildung der letzteren bei ihren typischen Vertretern, den Dicynodonten so wesentlich anders gebaut fand, als SEELEY annahm, so glaube ich darauf verzichten zu müssen, die von diesem Autor gegebenen Zeichnungen im einzelnen zu interpretieren. Offenbar sind aber seine Objekte nicht nur durch den Zeichner, sondern schon durch den Praeparator arg misshandelt, so dass auch von einem erneuten Studium seiner Originalstücke kaum viel zu erwarten sein wird. Hoffentlich werden weitere Funde in Südafrika und die Bearbeitung der nordrussischen Anomodontier durch Herrn v. AMALITZKY ein morphologisch klareres Bild dieser interessanten Tiertypen ermöglichen.

Herr v. HUENE[1] hat nun ausser den typischen Anomodontiern auch andere zu diesen gerechnete Formen als mögliche Ahnen der Placodonten erwähnt, wie *Deuterosaurus, Rhopalodon* und *Eunothosaurus.*

Ich teile durchaus seine Meinung, dass unter solchen Formen bezw. deren permischen Verwandten Ascendenten der Placodonten, sowie auch der Schildkröten zu suchen sein werden. Leider ist aber eben unsere Kenntnis dieser Formen noch so überaus unsicher und lückenhaft, dass ich neue Funde und vor allem deren sachgemässe Praeparation abwarten möchte, bevor ich über sie ein Urteil fälle.

Wir haben bisher nur die Besonderheiten betrachtet, die die Placodonten auszeichnen und sie zu einer einseitig spezialisierten Gruppe der Reptilien stempeln. Diese Besonderheiten einseitiger Spezialisierung müssen wir zunächst in Abzug bringen, wenn wir die nächsten Verwandten und die Vorfahren der Placodonten ermitteln wollen.

Wir müssen also vor allem absehen von ihrem der Muschelnahrung angepassten palatinalen Kaugebiss und den entsprechenden Umformungen ihres Unterkiefers. Auf Rechnung dieses Kaugebisses ist namentlich zu setzen:

1. die Verbreiterung der Zähne und zwar namentlich der rückwärts gelegenen, palatinalen;

2. die entsprechende Kräftigung der Palatina und der ihre Stütze und Verlängerung bildenden Pterygoidea;

3. die breite Stellung der Kiefergelenke, die eine reibende Funktion der Zähne befördert, und im Anschluss daran,

4. die breite Form des Schädels und die starke Schweifung der Jochbögen.

5. Die kräftige Ausbildung der Jochbögen sowie des Kronfortsatzes (processus coronoideus) am Unterkiefer.

6. Die starke Verkürzung der hinteren Schädelregion und ihr scharfes Zurücktreten über den verstärkten und quer gestellten Pterygoidea.

Dass alle diese Momente spezifische Placodonten-Charaktere sind, ergab sich schon daraus, dass sie alle innerhalb der Placodonten eine weitere Steigerung erfahren haben.

[1] Reptilien der Trias, pag. 18, 19.

Was nach Abzug dieser Spezialitäten den Placodonten übrig bleibt, wird den Ausgangspunkt für einen engeren Vergleich mit anderen Reptilien bilden müssen. Diese von den Vorfahren übernommenen Grundlagen der Placodonten-Organisation scheinen mir namentlich folgende zu sein

1. Der Besitz einfacher Schläfengruben im Schädel.
2. Das Vorragen der Praemaxillen über die Nasenlöcher.
3. Die paarige Trennung der äusseren Nasenlöcher und die Vereinigung ihrer inneren Ausfuhrgänge an der Grenze der Praemaxillen und Palatina.
4. Die mediale lange Verwachsung der Pterygoidea.
5. Die Existenz der Quadrato-jugalia.
6. Die Selbständigkeit der Epiotica.
7. Die monocondyle Ausbildung des Hinterhauptsgelenkes.
8. Eine normale Anlage der primitiven Deckknochen am Unterkiefer.
9. Eine reiche acrodonte Bezahnung.
10. Die solide, an den Enden flache, im Umfange «amphicoele» Form der Wirbelkörper.
11. Die selbständige Anlage der Processus transversi
12. Der einköpfige Ansatz und die distale Verbreiterung der Rippen.
13. Eine kräftige spangenförmige Ausbildung der Bauchrippen (Gastralia).

Da unter den Reptilien nur Typen mit einem einfachen Jochbogen, also Synaptosaurier im Sinne von Osborn in Betracht kommen können, so schieden von vornherein alle Dinosaurier, Crocodilier, Phytosaurier, Sphenodonten und Eidechsen aus dem Vergleiche aus. Auch von den Synaptosauriern konnten, wie wir sahen, die echten Anomodontier nicht in näheren Vergleich kommen, da ihre Gaumenbildung und einige andere Merkmale diesen Formen eine aberrante Stellung zwischen Reptilien und Säugetieren zuwiesen. In engere Betrachtung kommen dagegen von den Synaptosauriern — wenn wir vorläufig von den Schildkröten absehen — die Gruppen der Nothosaurier und Plesiosaurier, die der kluge Owen schon mit den Placodonten in eine Einheit der Sauropterygier zusammenfasste. Unter diesen treten die Plesiosaurier als die spezialisierteren und anscheinend auch jüngeren Formen von selbst zurück, und als nächste zu berücksichtigen sind die Nothosaurier.

## Beziehungen zu den Nothosauriern.

Abstrahiren wir von den oben skizzierten Besonderheiten den Placodonten, so nähert sich ihre Organisation derjenigen der Nothosauriden so auffällig, dass wenige Hinweise zur Begründung einer Verwandtschaft dieser Gruppen genügen.

Den Ausgangspunkt für einen Vergleich bildet dabei naturgemäss der wenigst spezialisierte Placodontide, nämlich *Placodus* selbst. Indessen finden sich auch bei älteren Vertretern von *Cyamodus* einige Organe in einem relativ primitiven Zustande, so dass auch sie zum Vergleich heranzuziehen sind.

H. v. Meyer bezeichnete die Placodonten zwar als eine besondere Abteilung der Reptilien, zog aber zu ihrem Vergleich doch in erster Linie die Nothosauriergattungen *Simosaurus* und *Pistosaurus* heran. Die Unterschiede, die er zwischen diesen und den Placodonten im Schädelbau zu finden glaubte, lassen sich, wie Fig. 50 lehrt, nunmehr als irrtümlich erkennen. Wäre ihm die Gaumenfläche, wie

ich sie Taf. III, IV von Placodonten und Textfigur 50 von *Simosaurus* abgebildet habe, bereits bekannt gewesen, so würde er nach seiner ganzen Besprechung zu urteilen, wohl kaum gezögert haben, die Placodonten seinen «Nexipoda» zuzuzählen, die bei ihm die Nothosaurier, Plesiosaurier und Ichthyosaurier umfasst hatten.

In einer Schrift über den Schädelbau der Nothosauriden[1] habe ich die wesentlichen Kennzeichen ihrer Schädelbildung darzulegen gesucht, um namentlich die Zusammensetzung der Gaumenfläche der Nothosauriden klarer ermitteln können. Eine Abbildung dieser für die Systematik der Reptilien besonders wichtigen Organisationsverhältnisse habe ich in beistehender Textfigur kopiert. Als wesentliche Kennzeichen des Nothosaurierschädels bezeichnete ich l. c. pag. 83:

«dass die Prämaxillen mässig gross, die Nasalia klein sind, die Maxillen weit rückwärts ausgedehnt und wie die Prämaxillen mit einer einfachen Zahnreihe besetzt sind. Die Zähne sind schlank, kegelförmig, pulpodentinös mit apicalen Schmelzleisten versehen, in Gruben eingewachsen, und werden von den im Grunde der Grube nachwachsenden Ersatzzähnen unterhöhlt und nach oben herausgedrängt. Die Nasen sind paarig von der Schnauzenspitze etwas entfernt die Augenhöhlen mässig gross, die Schläfenfenster gross. Der Jochbogen ist einfach, sehr schlank. Die Postnasalia und Lacrymalia sind klein, ebenso das Jugale und Postfrontale, das Postorbitale dagegen gross. Die Schädelkapsel ist sehr schmal, dass Scheitelloch mässig gross. Der Condylus ist einfach, ganz vom Occipitale basilare gebildet. Das Foramen magnum wird ausserdem von den Occipitalia superiora und lateralia oben und seitlich umgeben. Die Epiotica (Paroccipitalia) sind selbständig neben den Occipitalia lateralia. Das Quadratum ist gross, die Existenz eines Qadratojugale noch nicht erwiesen. Der Gaumen bildet eine breite einfache ununterbrochene Platte. Die Choanen sind getrennt wenig hinter den äusseren Nasenlöchern gelegen. Prävomera ziemlich klein, ebenso die Palatina, dagegen die Transversa und Pterygoidea lang, letztere bis an die Prävomera reichend, median in ganzer Ausdehnung verwachsen.»

Im Bau der Gaumenfläche ergeben sich namentlich folgende wichtige Übereinstimmungen zwischen Nothosauriden und Placodonten.

Der vordere Teil der Schnauze wird ausschliesslich durch die Praemaxillen gebildet und ist von dem mittleren breiteren Teil des Schädels abgesetzt. Hinter den Praemaxillen liegen die zwischen den Choanen zusammengedrängten Praevomera (Vomera aut. in der Fig. 50 irrtümlich mit *n* bezeichnet). Die Choanen sind getrennt durch die Praevomera, begrenzt vorn durch die Praemaxillen, seitlich die Maxillen, hinten die Palatina. Bei der grossen Verschiedenheit der Reptilien gerade in diesem Punkte ist diese Übereinstimmung sehr wichtig. Ebenso frappant ist bei beiden die mediale Verwachsung der Pterygoidea in ganzer Länge, sowie die ähnliche Ausbildung und besonders das gleiche Lageverhältnis der Palatina und Transversa zu den Pterygoidea, mit denen sie die überaus feste und breite Gaumenfläche bilden, ohne die eine Gebissform, wie sie die Placodonten besitzen, nie zu Stande kommen konnte. Wichtig ist ferner das scharfe Zurücktreten aller hinteren Elemente der Schädelbasis über den Pterygoidea, so dass diese ventral den Hinterrand des Schädels zu bilden scheinen.

Auch die Hinterseite zeigt bei beiden die gleiche Ausbildung in der Umge-

[1] Sitz.-Ber. d. Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1905, Nr. 2, pag. 60—84.

bung des Hinterhauptes, der Schädelbasis und der Quadratregion. Der einzige Unterschied, den ich hier konstatieren kann, ist eine Durchbohrung der Schädelwand unter dem postorbitalen Bogen bei Nothosauriern wie bei Plesiosauriern und

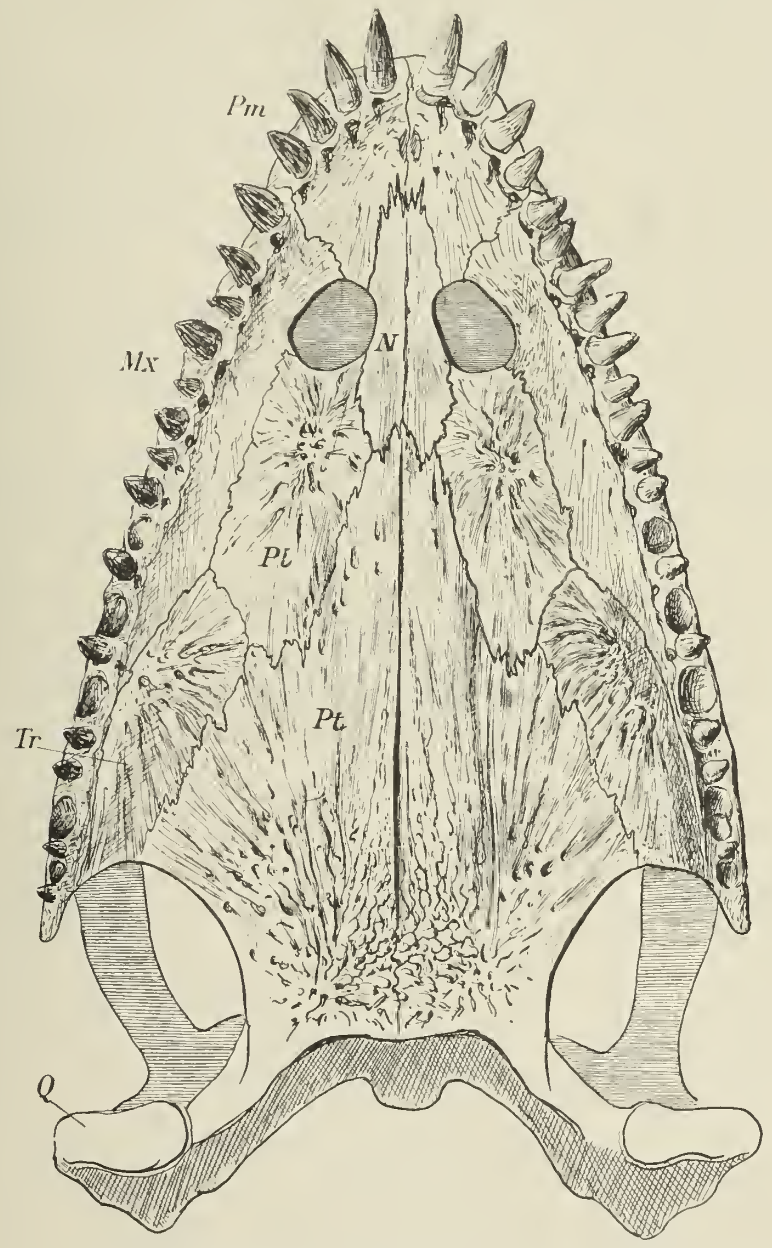



Fig. 50. Pterygoplatiner Gaumen von *Simosaurus Guilelmi* aus dem Muschelkalk von Crilsheim nach Jaekel.
*Pm* Praemaxillen, *Mx* Maxillen, *N* (irrtümlich fün *V*) Praevomer (Vomer), *Pl* Palatina, *Pt* Pterygoidea, *Tr* Transversa, *Q* Quadratum.

Ichthyosauriern, im Gegensatz zu dem Abschluss dieser Region bei *Placochelys*. Ob sich dieser Unterschied lediglich durch den festeren und gedrungeneren Bau von *Placochelys* erklärt, der Abschluss vielleicht auch nur bei *Placochelys* inner-

halb der Placodonten vorhanden war, kann ich nicht entscheiden. Auch die Zähne zeigen den gleichen histologischen Bau und trotz der Spezialisierung des Placodontengebisses die gleiche Anordnung der Zähne.

Der Wirbelbau der Placodonten kann nur hinsichtlich der Hals- und Schwanzwirbel zum Vergleich mit den Nothosauriern herangezogen werden, da ihre Thecalwirbel durchaus im Sinne der Schildkröten einseitig spezialisiert sind. Ihre normalen Wirbel zeigen den massiven zylindrischen Typus mit flach eingesenkten Seiten und schwacher Erhaltung einer Chordalaxe, wie wir diese Verhältnisse bei den übrigen Enaliosauriern als normal oder primitiv ansehen müssen Das einzige Moment, welches diese Placodonten-Wirbel von denen der Enaliosaurier unterscheidet, die sonderbare kastenförmige Einsenkung in ihren vorderen Wirbeln steht überhaupt ohne Analogon da.

In den Räumen, die sich im Wirbelkörper der Plesiosaurier finden und in die zwei ventral ausmündenden Kanäle verlängern, ist vielleicht noch am ehesten unter den Reptilien ein Anschluss an die pag. 42 beschriebene Ausbildung der Placodonten-Wirbel zu gewinnen.

Die spezialisierten Rippen der Placodonten sind allerdings kaum mehr mit den indifferenten Rippen der Nothosaurier zu vergleichen; dagegen sind die als Sacralrippen gedeuteten Stücke von *Placochelys* sehr ähnlich denen von Nothosauriern.

Über das Schulter- und Beckenskelet der Placodonten liess sich leider nicht viel Bestimmtes sagen. Der Beckenknochen Taf. VI, Fig. 2 steht dem Typus der Nothosaurier jedenfalls nahe, und wenn das Coracoid Taf. VI, Fig. 1 nicht etwa einem Nothosauriden selbst angehörte, von denen freilich hier nicht eine einzige Spur gefunden wurde, so hat es jedenfalls den Nothosauriden-Typus in ausgesprochenem Maasse.

Die Extremitäten der Placodonten sind einer wenig energischen, ich möchte sagen gleichgültigen Schwimmbewegung angepasst und entfernen sich in dieser Beziehung weiter von dem energischer geformten Landtiertypus, als die der Nothosaurier, deren Humerus und Femur wenigstens unregelmässiger gekrümmt ist und noch mehr Tuberkel als Muskelansätze aufweist, als der der Placodonten. Deren Extremitätenknochen stehen dem Plesiosauriden-Typus darin schon näher.

Vergleicht man die Taf. I, II gebotenen Schädelbilder und die von Nothosauriern (Fig. 50) mit den vortrefflichen Darstellungen, die kürzlich Williston von dem Skeletbau der Plesiosaurier gab,[1] so ist ein Kommentar zu der Verwandtschaft beider Gruppen fast überflüssig. Auch der Schädelbau und die sonstige Organisation der Ichthyosaurier scheint mir hier den nächsten Anschluss zu erlauben. Es scheint mir nun durchaus berechtigt, alle diese Gruppen mit Einschluss der Placodontier als phylogenetische Einheit auch systematisch festzuhalten. Zu derselben werden mit fortschreitender Kenntnis der permischen Formen wahrscheinlich ein Teil der sog. Theromorphen (*Gomphodontia, Therosuchia* Seeley) gehören, vielleicht auch Formen, die sich um *Deuterosaurus* gruppieren. Ob auch die Mesosauriden, deren Wirbel, Rippen, Schulter, Becken und Extremitätenskelet den Plesiosauriden so nahe steht, hierhin gehören, will ich bei der Unkenntnis

[1] S. W. Williston: North American Plesiosaurs; Field Columbian Museum. Publication 73. Vol. II. 1903.

ihres Schädelbaues dahingestellt sein lassen. Demnach ergäbe sich als natürliche Gruppe von Formenkreisen die

*Placodontia, Nothosauria, ? Mesosauria, Plesiosauria, Ichthyosauria.*

Wenn ich für diese Zusammenfassung auch auf neueren Untersuchungen fusse, so kann ich für ihre Annehmbarkeit doch schon als Gewährsmänner die beiden Männer anführen, die wohl unstreitig die gründlichste Kenntnis fossiler Reptilien bewiesen haben, Hermann v. Meyer und Richard Owen Letzterer nannte diese Gruppe *Enaliosauria* [1]

Wenn wir nun die Enaliosaurier wieder als Einheit annehmen, so liegen ihre Divergenzen vor allem in der verschiedenen Anpassung an das Meeresleben. Die Ichthyosaurier haben es darin offenbar am weitesten gebracht, aber auch die Nothosaurier und Plesiosaurier haben in einzelnen Typen mit scharf zugespitzter Schnauze, wie *Pistosaurus* und *Dolichosaurus* einen hohen Grad der Anpassung an marine Lebensweise und eine energische Schwimmfähigkeit erlangt.

Die Placodonten sind ihnen darin nicht gefolgt. Schon ihrem Gebiss nach sind sie, wie wir sahen, Muschelfresser, also Bodenbewohner.

Da nun alle Enaliosaurier von Landtieren abstammen müssen, und die Placodonten bei dem Übergang zum Meeresleben der Küste am nächsten blieben, ist die Erwartung nicht unberechtigt, dass sie in einigen Punkten unter allen Enaliosauriern den terrestrischen Vorfahren der Enaliosaurier am nächsten stehen. Es werden das vornehmlich solche Merkmale sein, die mit ihrer speziellen Anpassung an das Muschelfressen nicht im direkten Konnex stehen. In solchen Punkten dürfte also die Organisation der Placodonten den Weg zeigen, auf dem die Enaliosaurier sich entwickelt haben. Dass sie selbst den phylogenetischen Ausgangspunkt der übrigen gebildet haben könnten, glaube ich nicht. Dazu gingen die physiologischen Entwicklungsrichtungen der fischfressenden Nothosaurier, Plesiosaurier und Ichthyosaurier von Anfang an gegenüber den muschelfressenden Placodontiern zu weit auseinander.

Da nun allem Anschein nach verschiedenen Nothosauriern Buckelpanzerreste zuzuschreiben sind, liesse sich folgern, dass die gemeinsamen Ahnen der Placodonten und Nothosaurier bereits einen Buckelpanzer besassen. Derselbe dürfte bei den Landtieren wesentlich hornig gewesen sein und erst im erleichternden Wasser durch Kalksalze beschwert und gefestigt worden sein. So erklärt sich vielleicht auch, dass bei dem primitiveren *Placodus* noch kein verknöcherter Buckelpanzer gefunden worden ist. Er könnte eben sehr wohl in schwächerer Verkalkung existiert haben und deshalb nicht erhalten sein, falls nicht doch noch herausstellt, dass die auf Nothosaurier bezogenen Reste zu Placodonten gehörten.

Ein Anschluss an ähnlich gepanzerte Landtiere ist damit freilich nicht zu gewinnen, da wir darüber nichts wissen, aber für die Frage der Entstehung des Schildkrötenpanzers ergeben sich dadurch bemerkenswerte Gesichtspunkte. Damit kommen wir auf das zweite Kapitel betreffs der Verwandtschaft der Placodonten, nämlich ihre

---

[1] Richard Owen: Report on British fossil Reptilia. 1839.

## Beziehungen zu den Schildkröten.

In dem Kapitel über die Panzerbildung von *Placochelys* suchte ich die Beziehungen klarzustellen, die zwischen dieser und der Rumpfpanzerbildung der Schildkröten bestehen, und kam zu dem Ergebnis, dass die letztere auf Urzustände zurückgehen müsse, wie sie etwa *Placochelys* darbietet. Die anfängliche Entstehung eines epidermalen Buckelpanzers, dem in der Cutis Verknöcherungen folgen, war danach die erste Etappe der Panzerung; ihr folgte eine Kräftigung der sie tragenden Rumpfrippen und eine dorsale Verflachung der oberen Bögen, der an der Bauchseite eine Verwachsung cuticularer Gastralia mit den ventralen Rippenstücken entsprach. Wir sahen, dass die ontogenetische Entwicklung der Schildkröten für deren Panzer einen solchen Urzustand bestätigt, der sich hier und da, teilweise noch bei erwachsenen Formen erhalten hat und bei anderen, den Dermochelyden, auf Umwegen der Stammesgeschichte wieder reproduziert wird.

Auf der anderen Seite kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass alle Schildkröten eines Stammes sind, und die marinen nicht in direkter Linie von *Placochelys,* sondern von jüngeren jurassischen Landschildkröten herstammen. Anderenfalls würden sie in den faunistisch so gut bekannten marinen Ablagerungen des Lias nicht fehlen. Die Stammform der Schildkröten muss spätestens im obersten Keuper auf dem Lande gefestigt gewesen sein, denn aus dieser Zeit liegt uns in *Psammochelys Quenstedti* aus Württemberg eine echte Landschildkröte vor (Textfigur 46). Dieselbe zeigt zwar in ihrer langen Marginalbrücke den überzähligen submarginalen Randplatten und vermutlich in der reicheren Zusammensetzung des Bauchpanzers unverkennbare Anklänge an *Placochelys,* aber ich gebe gern zu,[1] dass es schwer ist, sich vorzustellen, dass placochelysartige Formen wieder auf das Land zurückgingen und so zu den Stammformen der Schildkröten wurden. Den Einwand, den Herr v. Huene in seiner «Übersicht über die Reptilien der Trias»[2] gegen eine Beziehung von Schildkröten zu Placodonten erhob, kann ich nicht ohne weiteres anerkennen. Erstens kann das von ihm abgebildete Knochenfragment meines Erachtens kein Fragment eines Schildkrötenpanzers sein, und der von ihm als Chelyzoon beschriebene Wirbel kann als Halswirbel ebenso gut zu *Placodus* wie zu einer Schildkröte gehört haben. Zweitens wäre aber auch ein Vorkommen von Schildkröten im oberen Muschelkalk kein Grund gegen deren genetische Beziehung zu Placodonten.[3] Da diese schon im oberen Buntsandstein erscheinen und die Zerlegung eines Typus in verschiedene Zweige in der Regel[4] am Anfang seiner eigenen Entwicklungsgeschichte liegt.

Es ist ein weitverbreiteter, aber leicht einzusehender Irrtum, dass neue Typen erst aus dem letzten Nachkommen eines älteren Typus entstünden. Im Gegenteil

---

[1] In meinem ersten Bericht über *Placochelys* auf der Jahresversammlung der deutschen geologischen Gesellschaft in Halle 1901 fand ich mit dieser Meinung Widerspruch von Seiten meines Freundes des Herrn Eb. Fraas, der sich eben auf das frühe Auftreten von *Psammochelys* berief. Siehe Zeitschrift der genannten Gesellschaft. Jahrg. LIII, 1901. Protokolle pag. 57.

[2] L. c. pag. 19.

[3] L. c. pag. 51.

[4] O. Jaekel: Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. G. Fischer. Jena, 1902, pag. 57.

ist daraus verständlich, dass ein Typus meist nur im Anfang seiner Phylogenie die morphologische Indifferenz und Plastizität besitzt, um neuen Formenreihen ihre Abzweigung zu ermöglichen. Eine faktische Bestätigung dieser Auffassung glaube ich darin erblicken zu dürfen, dass die systematischen Hauptabteilungen der grösseren Formenkreise in der Regel sehr schnell nacheinander, oft scheinbar neben einander auftreten.

Solange wir nicht wenigstens einen Schädel von *Proganochelys* kennen, wird sich über dessen Ahnen nicht viel sagen lassen. Dass derselbe aber nicht bei den Dicynodonten, den «Therochelonia» SEELEY's zu suchen ist, das lässt sich schon aus der Verschiedenheit ihrer beiderseitigen Gaumenbildung begründen, die, wie gesagt, bei Dicynodonten mit einem doppelten, «pterygopalatinalen» [1] Gaumen durchaus säugetierartig ist. Dem steht gegenüber die unverkennbare Ähnlichkeit in der Rumpfpanzerbildung der Schildkröten mit *Placochelys*.

Auch der Schädelbau der Schildkröten zeigt trotz mancher Besonderheiten eine gewisse Übereinstimmung in dem Grundplan des Baues. Bei den marinen Schildkröten mit ihren extrem nach hinten vergrösserten Parietalien ist allerdings diese Ähnlichkeit äusserlich vollständig verwischt, aber bei anderen, weniger spezialisierten Typen, wie z. B. *Hydromedusa,* begegnen uns normalere Reptilzüge. So ist z. B. bei dieser Form die hintere Schläfenbrücke zwischen den Parietalia, dem Squamosum und Quadratum vorhanden. Andererseits findet sich wieder ein Quadrato jugale bei Cheloniden.

Dass bei den Placodonten die Zähne in starker numerischer Reduktion sind und von einem Zerfall ihrer übermässig vergrösserten Zähne nicht mehr weit entfernt sind, dass ferner bei *Placochelys* an der zahnlosen Schnauzenspitze schon ein Hornbelag vorhanden gewesen sein dürfte, habe ich ebenfalls im Einzelnen betont (pag. 9 und 35) und für die Beziehungen zu Schildkröten ins Feld geführt

Die Gaumenbildung der Schildkröten ist im Gegensatz zu der wechselvollen Ausbildung ihres Schädeldaches einförmiger gebaut. Sie zeigt namentlich die einander sehr genäherten Choanen wie bei den Placodonten vor den Palatina, die Pterygoidea allerdings in einem indifferenteren Zustande, wie er etwa bei den Nothosauriern vorliegt (siehe Fig. 50 pag. 85).

Zähne müssen die Vorfahren der Schildkröten selbstverständlich besessen haben, ihre Reduktion kann aber natürlich ebensogut von Placodonten- wie von Dicynodonten-Gebissen ausgegangen sein.

Alles in allem scheinen mir unverkennbare Beziehungen zwischen Schildkröten und Placodonten zu bestehen; bezüglich ihrer Verwandtschaft möchte ich mich aber mangels einwandfreier Zwischenformen dahin aussprechen, dass beide Typen auf gemeinsame Ahnen zurückzuführen sind, und ihre Übereinstimmungen sich also aus der Gleichheit ihrer morphologischen Grundlagen erklären lassen, dass auch im besonderen die Urzustände des Schildkrötenpanzers durch die homologen Bildungen von *Placochelys* verständlich werden.

Dass unter den alttriassischen oder permischen Vorfahren der Placodonten und also auch der Schildkröten als Ahnen nur Typen mit einem einfachen Joch-

[1] JAEKEL: Mundbildung der Wirbeltiere; Sitz.-Ber. d. Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Jan. 1906. pag. 31.

bogen, also Synapsida im Sinne OSBORN's[1] in Betracht kommen können, habe ich l. c. betont. Diese Stammformen dürften ferner acrodonte Zähne mit vortretendem Aussenhöker, getrennte Nasenlöcher, hinter den Praemaxillen genäherte Choanen vor den Palatina, sowie selbständige Epiotica und einfachen Condylus am Hinterhaupt besessen haben. Wie weit die bisher bekannten Formen diesen Anforderungen genügen mochten, um als Ahnen der Placodonten gelten zu können, das werden erst nähere Untersuchungen dieser bisher noch recht mangelhaft bekannten Reptilformen ergründen können. Wir müssen uns zur Zeit damit begnügen, die Stellung der Placodonten etwa zwischen Schildkröten einerseits und Nothosauriern andererseits zu fixieren und diese, sowie die Ichthyosaurier und Mesosaurier vermutlich von einem permischen Typus landbewohnender Synaptosaurier ableiten.

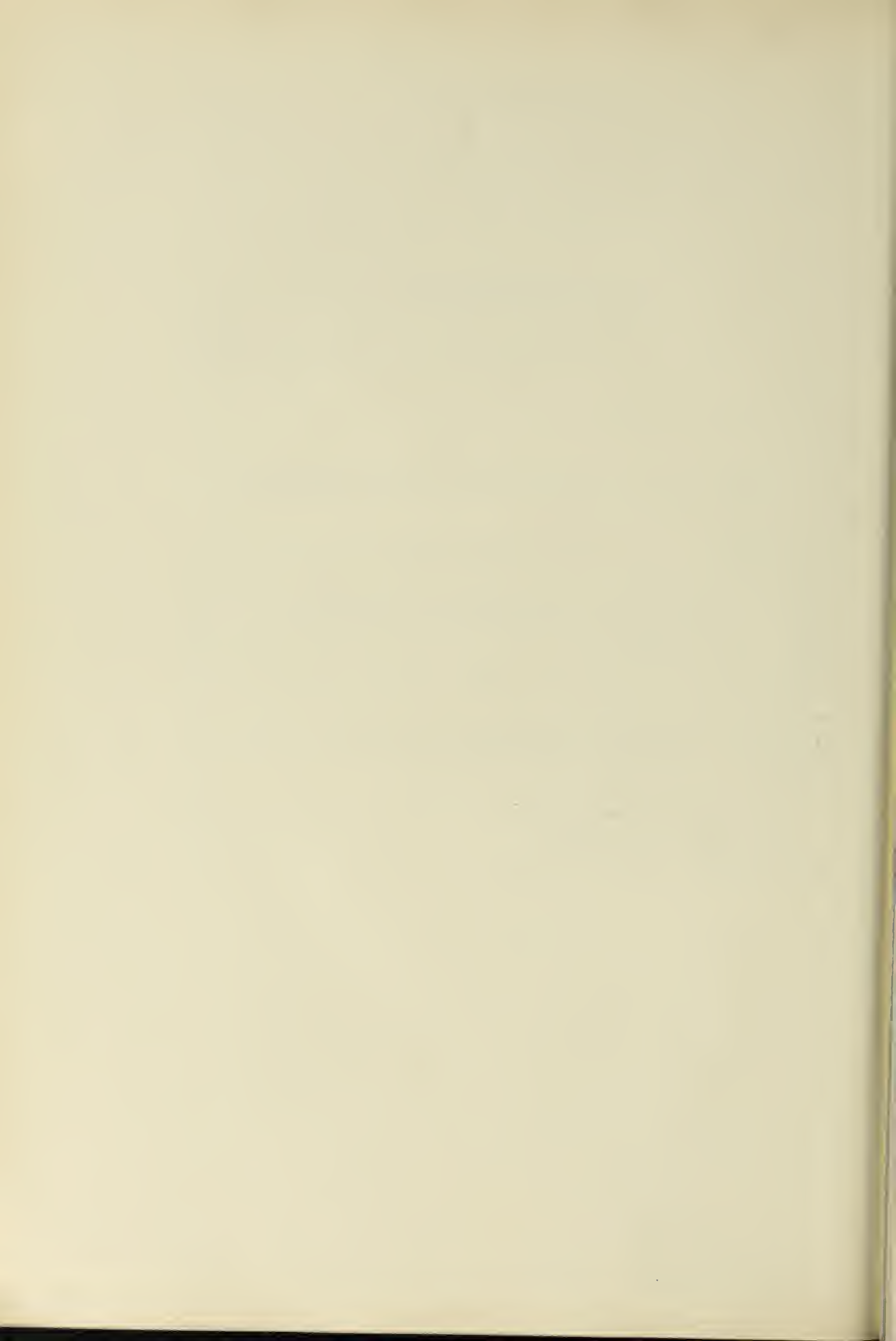
---

## VORBEMERKUNG ZU DEN TAFELERKLÄRUNGEN.

Alle Figuren, mit Ausnahme derjenigen von Taf. V und der Rekonstruktion Taf. X, sind in natürlicher Grösse von dem inzwischen verstorbenen Herrn VINCENT UWIRA unter meiner dauernden Aufsicht und Hülfe gezeichnet. Das gesamte Material nebst einer Anzahl nicht abgebildeter Reste befindet sich in der Sammlung der kgl. geologischen Anstalt zu Budapest, ausgenommen die Originale von Taf. III, Fig. 1 und 3—5, und Taf. IV. Alle Stücke von *Placochelys* stammen aus dem unteren Keuper (Veszprémer Mergel) des Jerusalemer Berges bei Veszprém.

[1] H. F. OSBORN: The Reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early History of the Diaptosauria; Mem. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. I, part VIII. New-York.

# INHALTSÜBERSICHT.



TAFEL I.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL I.



### Erklärung der Buchstaben.

*Pm* Praemaxille, *N* Nasale, *Mx* Maxille, *L* Lacrymale, *Prf* Praefrontale oder Postnasale, *F* Frontale, *Ptf* Postfrontale, *Po* Postorbitale, *J* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *Sq* Squamosum, *P* Parietale.

Am Unterkiefer: *D* Dentale, *Cp* Complementare, *Ag* Angulare, *Sag* Supraangulare, *Ar* Articulare.

Das Original befindet sich in der Sammlung der geologischen Anstalt zu Budapest.




V. Uwira n. d. Nat. gez. u. lith.

Druck v. O. Hollmann Berlin S. O.



TAFEL II.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL II.

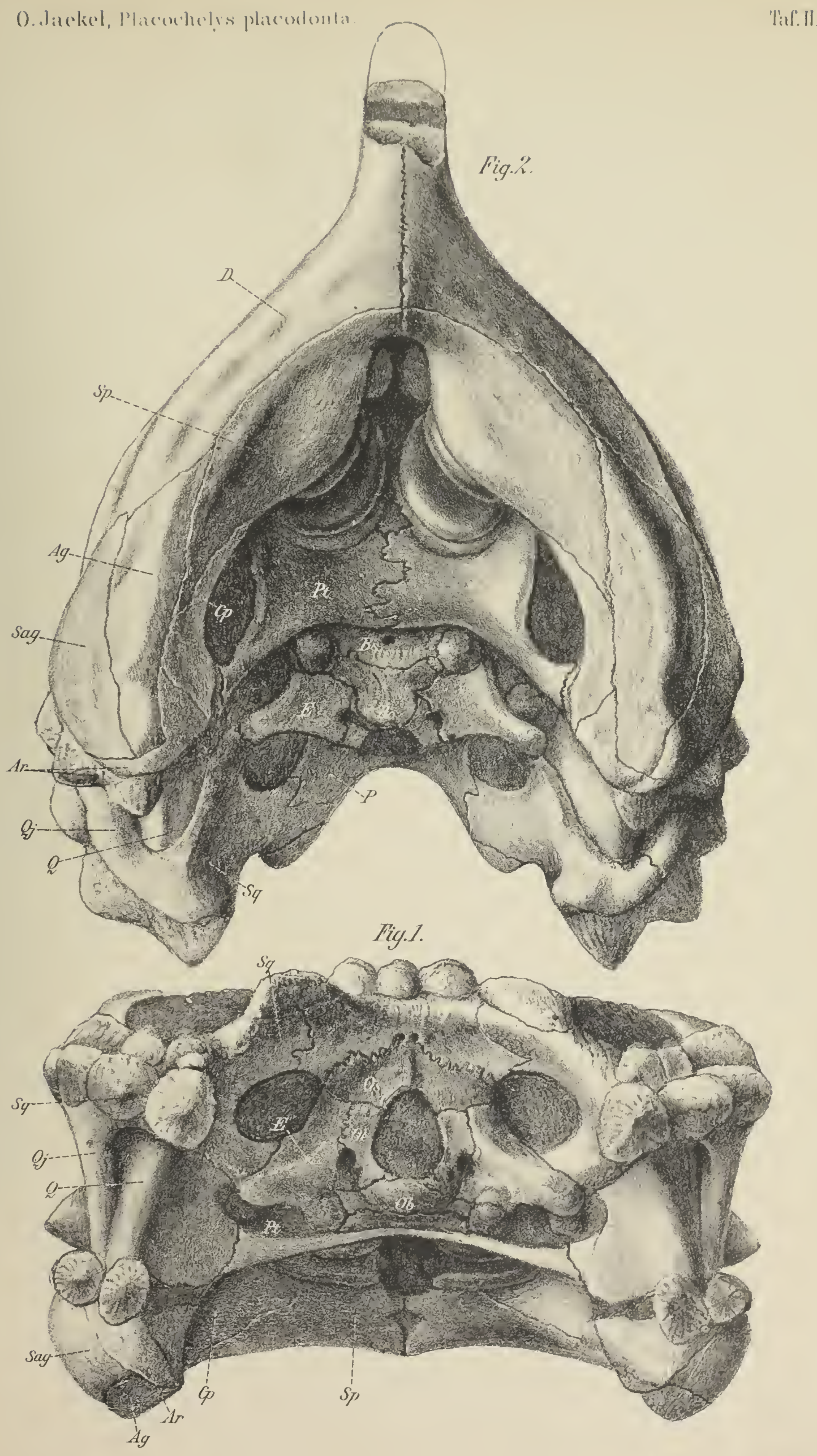
| | Seite |
|---|---|
| Fig. 1. Hinterseite, Fig. 2. Unterseite des Taf. I abgebildeten Schädels von *Placochelys placodonta* aus dem unteren Keuper von Veszprém. — Beide Figuren in natürlicher Grösse . . . . . . . . . . | 8, 12 |

### Erklärung der Buchstaben.

*Ag* Angulare, *Ar* Articulare, *B* Basisphenoid, *Bo* Basisoccipitale, *Cp* Complementare, *D* Dentale, *E* Epioticum, *Ob* Occipitale basilare oder Basioccipitale, *Ol* Occipitale laterale oder Exoccipitale, *Os* Occipitale superius oder Supra occipitale, *P* Parietale, *Pt* Pterygoideum, *Q* Quadratum, *Qj* Quadratojugale, *Sag* Supraangulare, *Sp* Spleniale, *Sq* Squamosum.

---

Das Original im Museum der geologischen Anstalt zu Budapest.


Fig. 2.
D
Sp
Ag
Pt
Cp
Sag
Bs
E
Ar
P
Qj
Q
Sq
Fig. 1.
Sq
Sq
Ol
E
Ol
Qj
Q
Ob
Pt
Sag
Cp
Sp
Ar
Ag



TAFEL III.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL III.

Seite

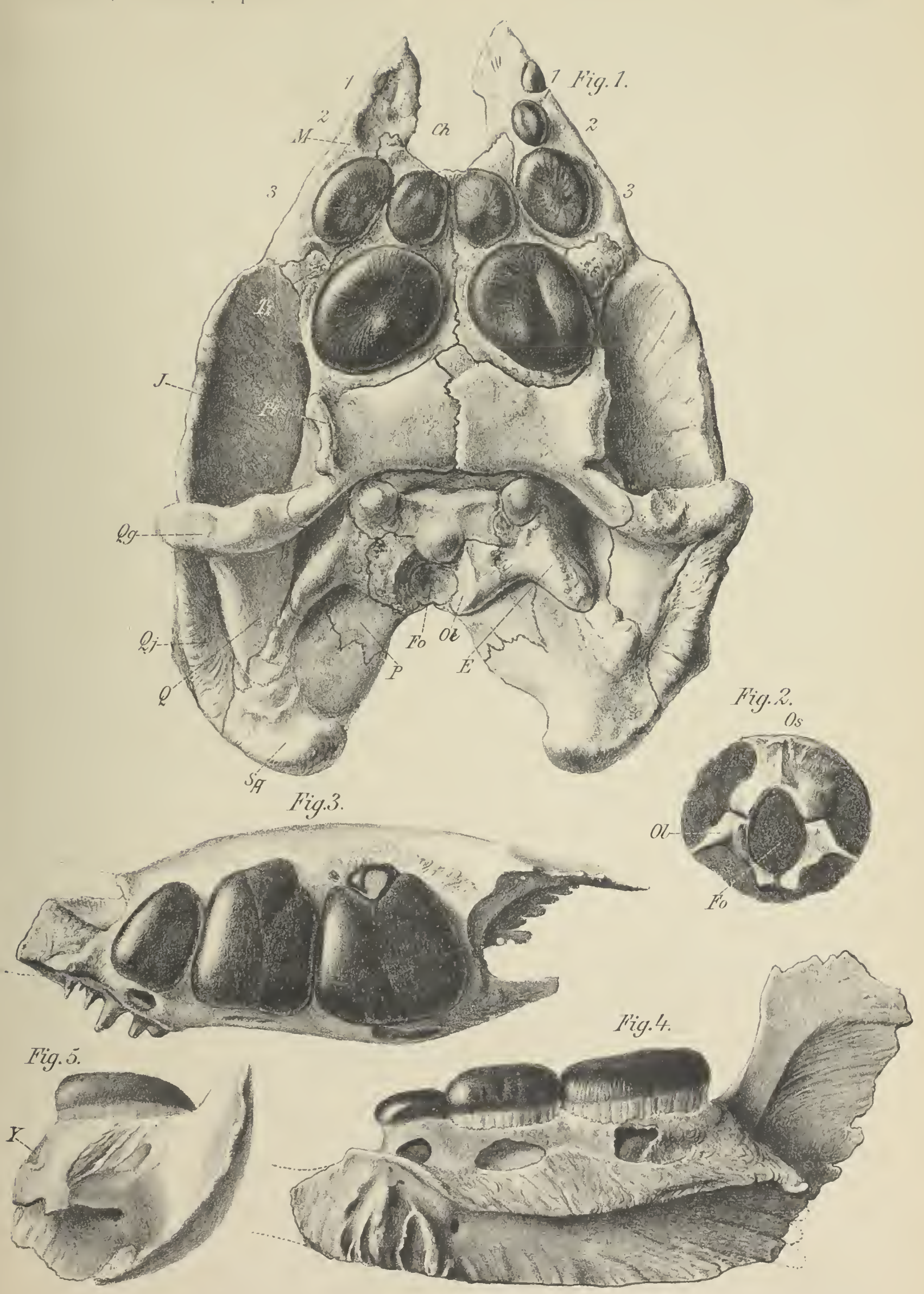
Fig. 1. Gaumenfläche des kleineren Schädels (Exemplar Nr. II) aus dem unteren Keuper des Jerusalemer Berges bei Veszprém in Ungarn, in natürlicher Grösse. Das Original befindet sich im Museum für Naturkunde zu Berlin; es ist schief dorsoventral zusammengedrückt, so dass die Hinterseite des Schädels nur wenig unter die Gaumenfläche abfällt. Dadurch zeigt die ventrale Ansicht mehr von der Hinterfläche des Schädels, als normalereise davon zum Vorschein kommen würde. Die Praemaxillen fehlen diesem Exemplar. *M* Maxille, 1. 2. 3. Die maxillaren Zähne, *Ch* Choanengrube, *Tr* Transversa, *Pt* Pterygoidea, *J* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *Q* Quadratum, *Sq* Squamosum, *P* Parietale, *Fo* Foramen magnum, *Ol* Occipitale laterale, *E* Epioticum . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8

Fig. 2. Die das Foramen magnum dorsal und seitlich umrandenden Stücke, die durch Abdruck von dem Gestein am Hinterhaupt des Taf. I. abgebildeten Exemplares gewonnen wurden. — *Fo* Foramen magnum, *Ol* Occipitalia laterale, *Os* die verschmolzenen Occipitalia superiora. Natürliche Grösse . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14

Fig. 3. 4. 5. Das vorn verletzte Dentale eines Unterkiefers von *Placodus* aus dem unteren Muschelkalk von Freyburg in Thüringen. Fig. 3 von oben gesehen, die drei Kauzähne und die Verfalzung an der Symphyse zeigend; Fig. 4. Innenansicht, zeigt die 3 Kauzähne, die 3 Zahngruben unter ihnen, den Innenkanal des Unterkiefers, die Symphysenfläche, und den hinten aufsteigenden Processus coronoideus. Fig. 5. Dasselbe von hinten gesehen. *y* die hinterste Zahngrube . 19

---

Die Originale zu Fig. 1 und 3—5 im Museum für Naturkunde zu Berlin.




A. Uwira n. d. Nat. gez. u. lith. Druck v. O. Hollmann Berlin S.O.



# TAFEL IV.

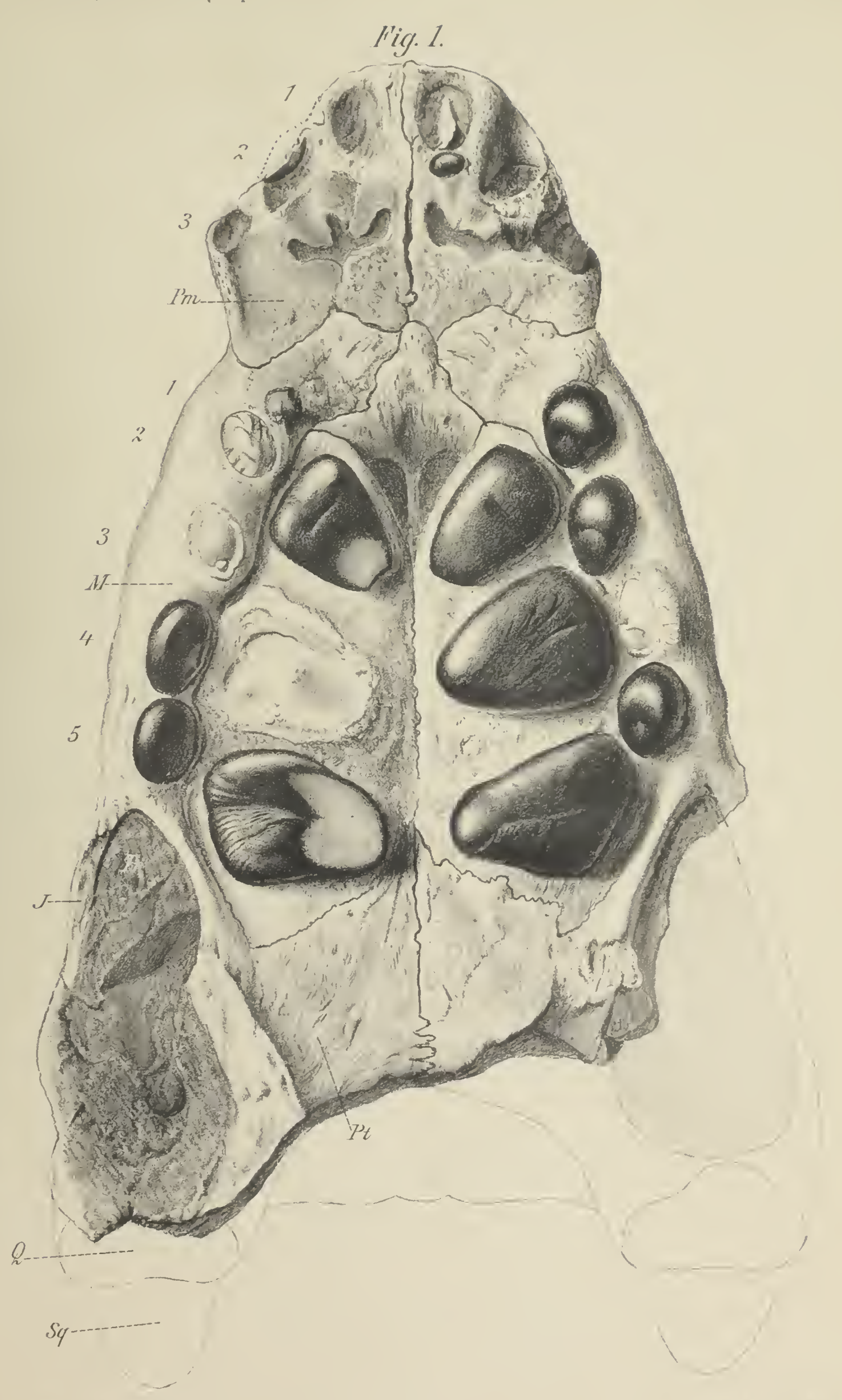
## ERKLÄRUNG DER TAFEL IV.

Seite

Fig. 1. Gaumenfläche eines Schädels von *Placodus gigas* Ag. aus dem oberen Muschelkalk von Laineck bei Baireuth. Natürliche Grösse. Original im Zwinger-Museum in Dresden . . . . . . . . . . . . . 8

*Pm* Praemaxille, 1 2 3 Alveolen der Praemaxillarzähne, *M* Maxille, 1 2 3 4—5 die 5 maxillaren Zähne des rechten Oberkiefers, denen im linken (rechts im Bilde) nur 4 entsprechen. *J* Jugale, *Pt* Pterygoidea, *O* Quadratum, die Gelenkfläche für den Unterkiefer bildend, *Sq* Squamosa, die hinteren Schädelecken bildend. Vor den palatinalen Zahnreihen sind die durch den Praevomer getrennten Choanen sichtbar.

Zu der Speziesbestimmung sei hier folgendes bemerkt: Die Trennung des *Placodus gigas, andriani* und *quinimolaris* beruht wesentlich auf den Differenzen in der Zahnzahl und geringen Unterschieden in der Stärke des Jochbogens. Da nun unser Exemplar rechts 5 und links nur 4 Maxillarzähne zeigt, und dieser Unterschied also in das Gebiet der individuellen Variation fällt, da ferner alle mir bekannt gewordenen Schädel von Bayreuth in der Breite und Stärke des Schädels variieren, glaube ich, dass wir die an sich ja durchaus wahrscheinliche Annahme machen dürfen, dass im oberen Muschelkalk von Bayreuth nur eine Art vorkam, und die bemerkten Unterschiede der individuellen und eventuell sexuellen Variation zuzuschreiben sind. Auf Rechnung der letzteren möchte ich namentlich die Spezies *P. hypsiceps* setzen, die als schlankeste Schädelform wohl weiblichen Tieren zuzuschreiben ist. Ich möchte also *Placodus Andriani* Münst., *P. aethiopi* Münst. ms., *P. angustus* Münst. ms., *P. bombidens* Owen, *P. pachygnathus* Owen, *P. bathygnathus* Owen, *P. Andriani* v. Meyer, *P. quinimolaris* Braun, *P. hypsiceps* v. Meyer als Synonyma von *Placodus gigas* Ag. betrachten.


Fig. 1.
1
2
3
Pm
1
2
3
M
4
5
J
Pt
Q
Sq



# TAFEL V.

# ERKLÄRUNG DER TAFEL V.

## Wirbel von ***Placochelys placodonta*** Jkl.

Seite

Fig. 1*a*. Die natürliche Lage des ersten erhaltenen Wirbelstückes (W. *Processus odontoides*) am Foramen magnum (*Fo*) des Hinterhauptes. — *Os* Occipitalia superiora, *Ol* Occ. lateralia, 1*b*. die Vorderseite, 1*c*. ein Querschnitt dieses Wirbelstückes. [Vergl. Textfigur 29. 30. pag. 45.] Diese, wie alle Figuren dieser Tafel sind in doppelter Grösse gezeichnet. 1*d*. die Hinterfläche, 1*e*. die Unterseite, 1*f*. die Seitenansicht, 1*g*. die Oberseite dieses Stückes mit der kastenförmigen Einsenkung innerhalb der neuralen Furche, der Zapfen am vorderen Ende derselben, und der vorderen Chordagrube unterhalb jenes Zapfens . . . . . . . . . . . . . . . . . . 42

Fig. 2. Vermutlich der Epistropheus, jedenfalls einer der vordersten Halswirbelkörper. 2*a*. Ein durch Bruch entstandener Längsschnitt durch den Wirbel, durch den der vorn und hinten erweiterte Chordakanal freigelegt ist. 2*b*. dieser Wirbelkörper von oben mit der Neuralfurche, der kastenförmigen Einsenkung innerhalb derselben und den allerdings verstümmelten seitlichen Processus transversi . . . . 43

Fig. 3. Ein anderer Halswirbelkörper. *a*. von oben, *b*. von der Seite, *c*. von dem einen Ende gesehen . . . . . . . . . . . . . . . . 42

Fig. 4. Ein Wirbelkörper der vorderen Schwanzregion. *a*. von vorn, *b*. von oben mit 2 länglichen Gruben im Neuralkanal, *c*. von unten mit dem Processus transversi und zwei Ansatzstellen für die unteren Bögen am Unterrand der oberen Endfläche, *d*. Seitenansicht mit dem Processus transversi . . . . . . . . . . . . . . . . 46

Fig. 5. Ein Wirbelkörper der vermutlich der Sacralregion angehörte, wie seine sehr kräftigen Querfortsätze vermuten lassen . . . . . . . . . 45

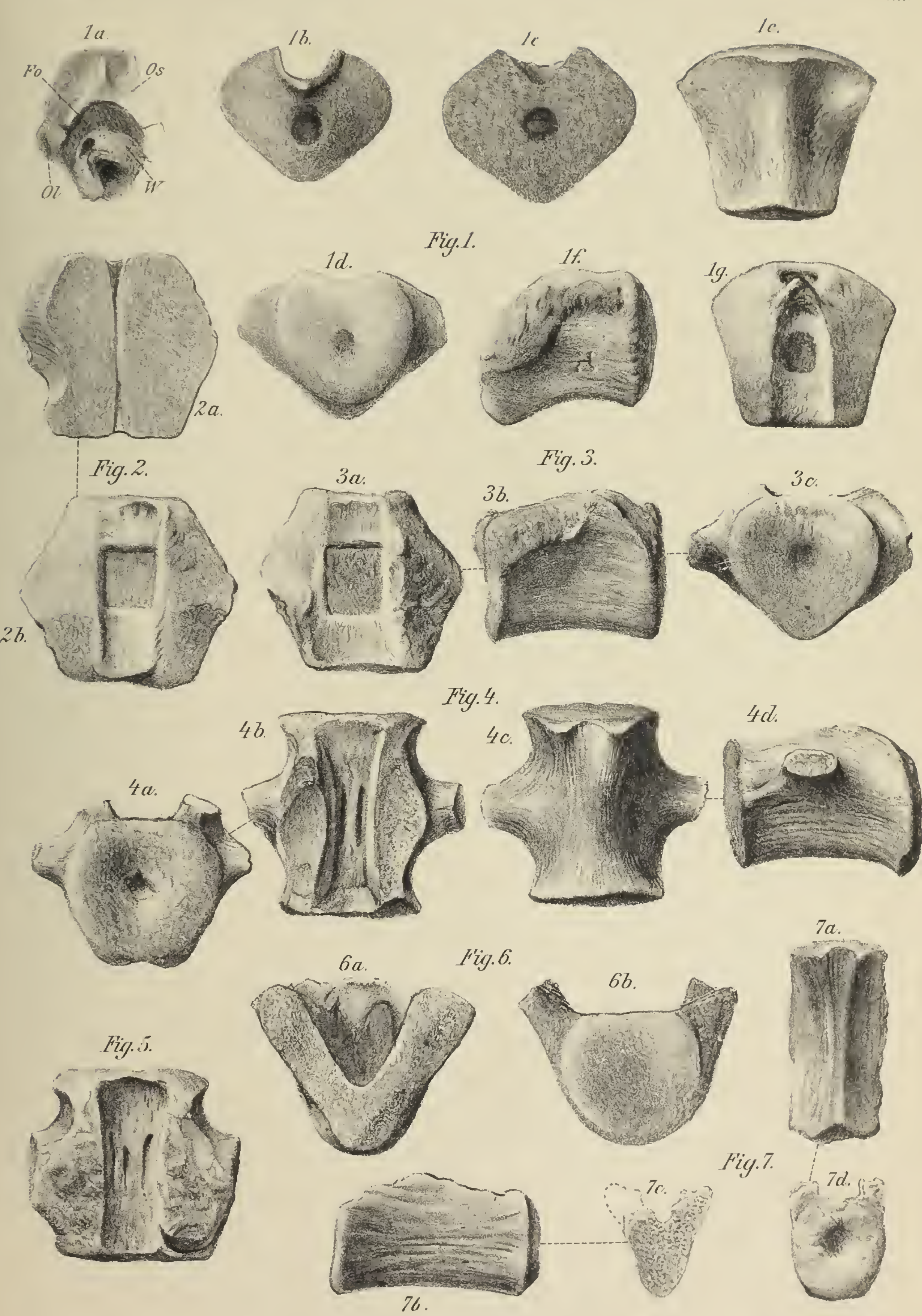
Fig. 6. Ein Wirbelkörper der Rumpfregion *a*. im Querbruch in der Axe betrachtet zeigt die tiefe Aushöhlung und den median und oben über die Aushöhlung ragenden Zapfen der Unterfläche des Neuralkanales. *b*. Ansicht von der Endfläche mit den aufstrebenden Querfortsätzen 44

Fig. 7. Ein hinterer Schwanzwirbel; *a*. von unten, *b*. von der Seite, *c*. im Querbruch, *d*. von der Endfläche mit der Chordagrube . . . . . . 46

---

Alle Figuren in doppelter Grösse. Alle Originale im Museum der geologischen Anstalt zu Budapest.

Vergl. auch die Taf. VII abgebildeten Reste von Wirbeln.


1a.
Fo
Os
Ol
W
1b.
1c
1e.
Fig. 1.
1d.
1f.
1g.
2a.
Fig. 2.
3a.
Fig. 3.
3b.
3c.
2b.
Fig. 4.
4b.
4c.
4d.
4a.
6a.
Fig. 6.
6b.
7a.
Fig. 5.
Fig. 7.
7c.
7d.
7b.



# TAFEL VI.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL VI.

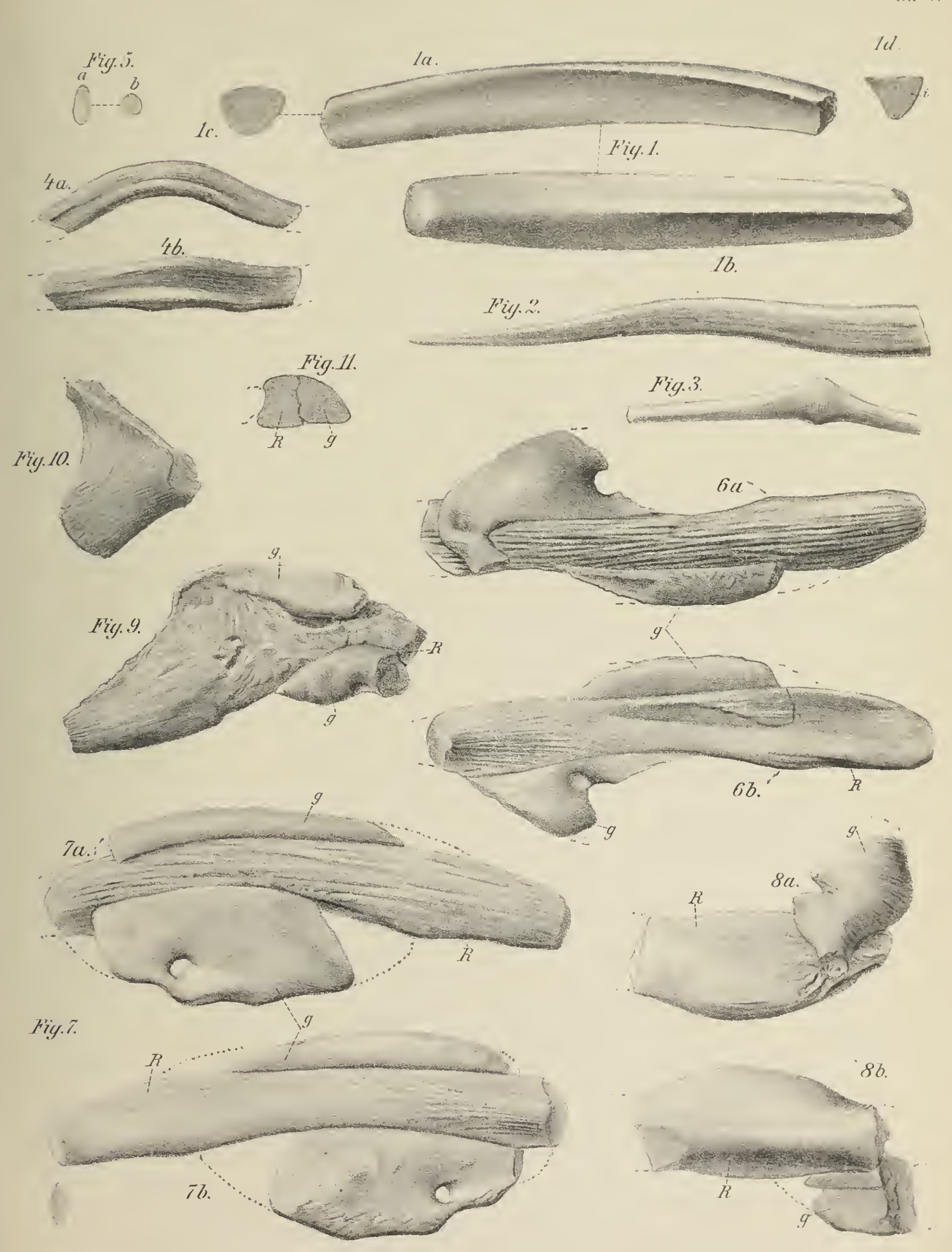
### Rippen und Gastralia von *Placochelys*.



---

Sämtliche Figuren in natürlicher Grösse.

Sämtliche Originale im Museum der geologischen Anstalt zu Budapest.




V. Uwira n.d. Nat. gez. u. lith.
Druck v. O. Hollmann Berlin S.O.



TAFEL VII.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL VII.

### Diverse Knochen von *Placochelys.*

Seite

Fig. 1. Vermutlich das rechte Coracoid. *a* von innen gesehen, durch punktierte Linien ergänzt, *b* von hinten gesehen, um die proximale Verdickung an der Gelenkpfanne zu zeigen . . . . . . . . . 70

Fig. 2. Wahrscheinlich das linke Ilium. *a* von aussen, unten vorn mit seinem Anteil an der Gelenkpfanne, links darunter die Verwachsungsstelle mit dem Os pubis, rechts unten die mit dem Os ischii; 2*b* derselbe Knochen von innen gesehen . . . . . . . . . . . . 71

Fig. 3. Vielleicht das distale Ende des Os Ischii. — *a* von der Fläche, *b* im Querbruch gesehen . . . . . . . . . . . . . . . . . 71

Fig. 4. Vielleicht das vorn ausgebreitete Ende des Os pubis, von der Fläche gesehen . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 71

Fig. 5. Wahrscheinlich eine sogenannte Sacralrippe. *a* von der Seite, *c* im Querschnitt ihres schlankesten Teiles, *b* die proximale Endfläche, die am Sacrum angesessen haben musste . . . . . . . . . . 71

Fig. 6. Ein Fragment eines ähnlichen und wohl ebenso zu deutenden Knochens, *a* von der Aussenfläche gesehen, *b* die proximale Endfläche mit einer Grube . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 71

Fig. 7. Ein fraglicher Knochen. Siehe pag. . . . . . . . . . . . . . 71

Fig. 8. Die fragmentären oberen Bögen eines vermutlich dem Hals zugehörigen Wirbels. *Prz* Praezygapophysen, *Df* Dornfortsatz, *Ptz* restaurierte Lage des Postzygapophysen . . . . . . . . . . . 46

Fig. 9. Ein Fragment der oberen Bögen eines anderen Halswirbels. . . . 46

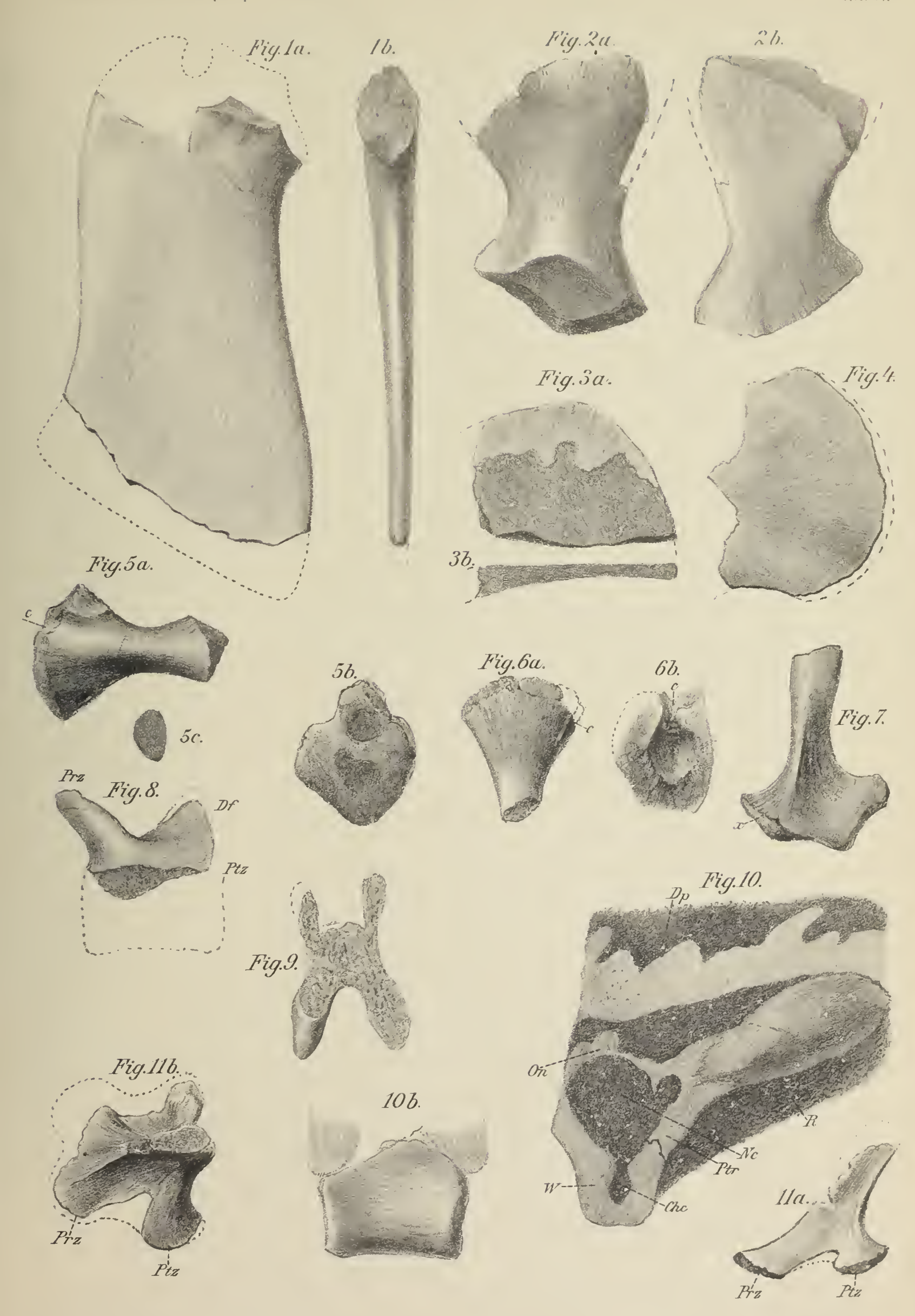
Fig. 10. Fragment eines «Thecalwirbels», der unter dem Rückenpanzer (*Dp*) gelegen und rechts mit einer Rippe (*R*) versehen ist. *W* Wirbelkörper, *Chc* Chordakanal, *On* obere Bögen, *Nc* Neuralkanal, *Ptr* Processus transversi. 10*b*. Ansicht der einen vollständigeren Seite des Wirbelkörpers mit den intervertebral von ihm aufsteigenden Processus transversi. Vermutlich der letzte freie Halswirbel. Natürliche Grösse. (Vergl. auch Fig. 6 der Taf. V) . . . . . . . . 46

Fig. 11. Ein fragmentärer Knochen, den ich am ehesten als obere Bögen ansprechen möchte, und demgemäss restauriert habe. 11*a*. von der Seite, 11*b*. von oben gesehen. *Prz*, *Ptz* Prae- und Postzygapophyse 47

---

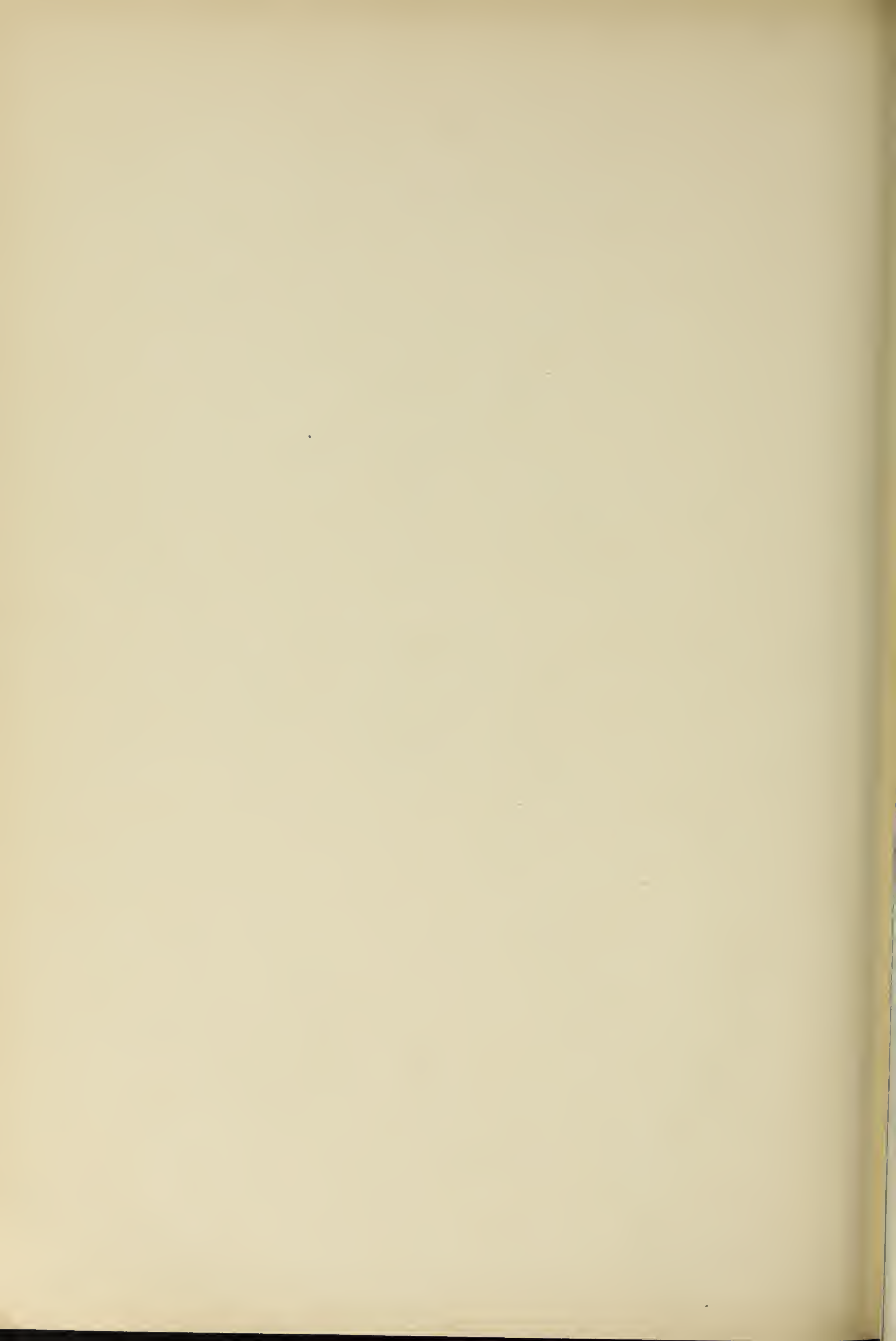
Sämtliche Figuren in natürlicher Grösse.

Sämtliche Originale in der Sammlung der kgl. geologischen Anstalt zu Budapest.




V. Pwira n.d. Nat. gez. u. lith.

Druck v. O. Hollmann Berlin S. O.



TAFEL VIII.

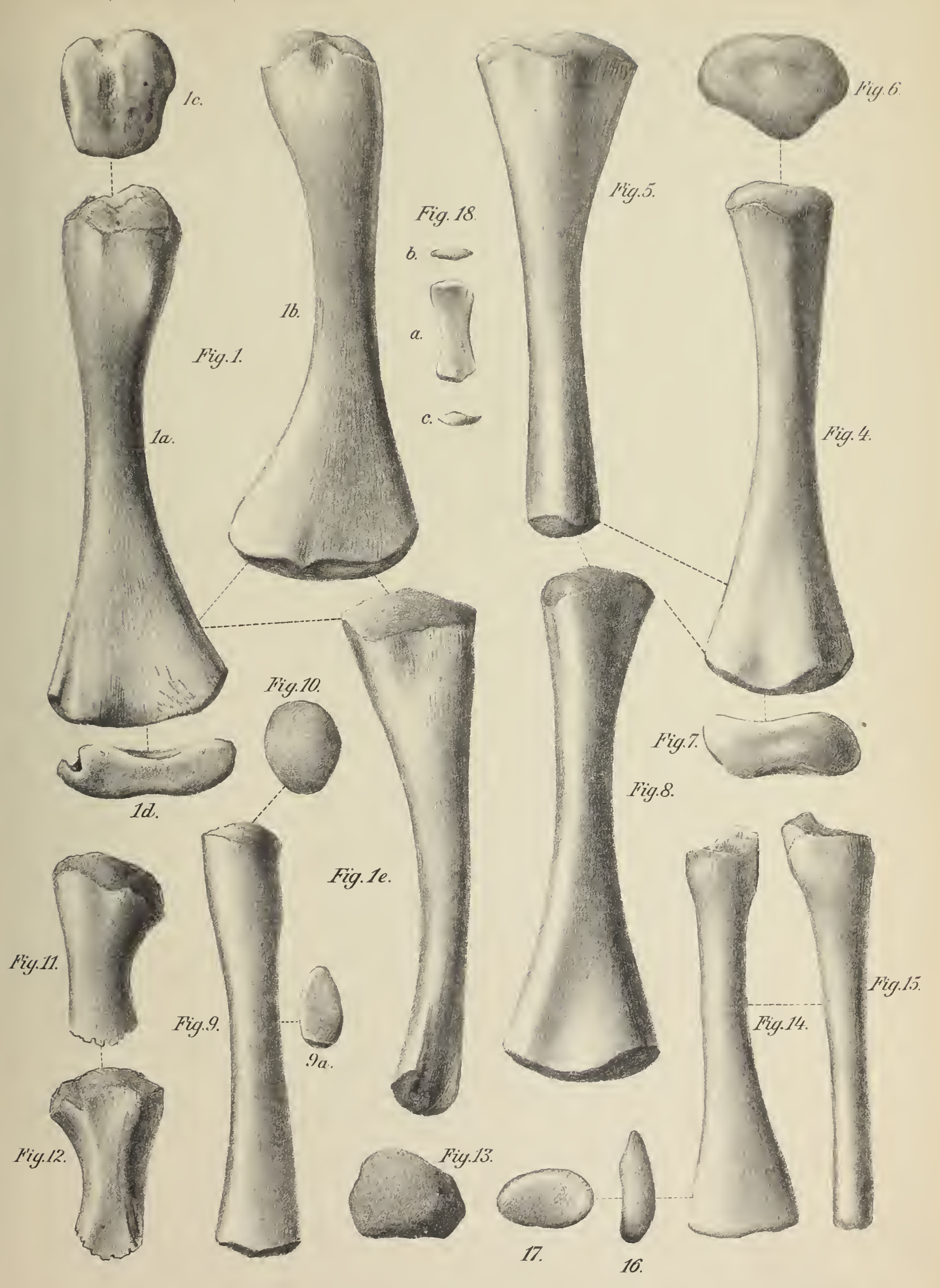
## ERKLÄRUNG DER TAFEL VIII.

### Extremitäten-Knochen von *Placochelys*.



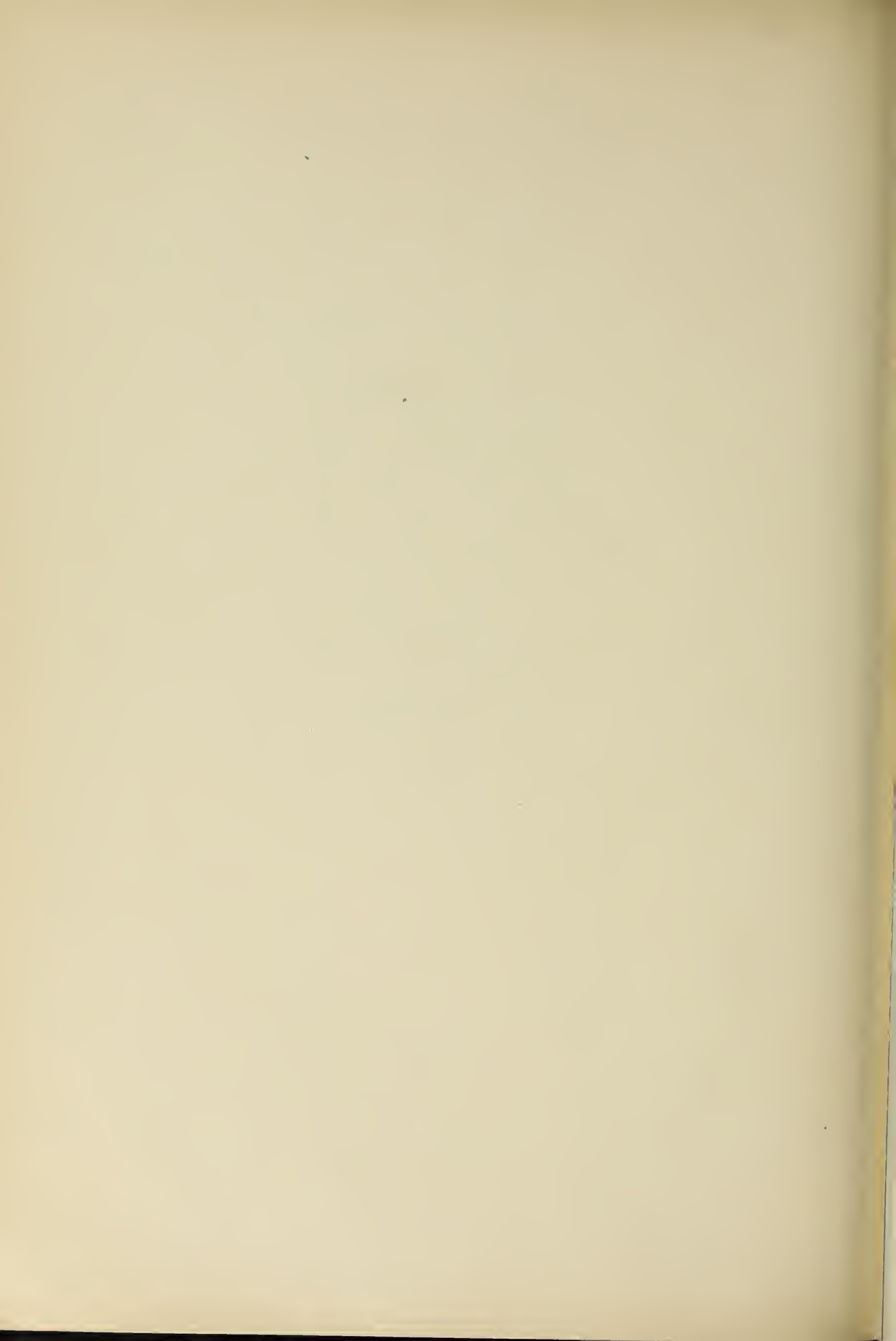
---

Sämtliche Figuren von *Placochelys* in natürlicher Grösse, ihre Originale in der Sammlung der kgl. geologischen Anstalt zu Budapest.




V. Ewira n. d. Nat. gez. u. lith.

Druck v. O. Hollmann Berlin S.O.



TAFEL IX.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL IX.

### Die Stücke des dorsalen Panzers von *Placochelys placodonta* JKL.

| | | Seite |
|---|---|---|
| Fig. 1. | Ein Stück des vorderen Seitenrandes, der links den Abfall unter der Reihe grosser Buckel zeigt . . . . . . . . . . . . . . | 47 |
| Fig. 2. | Ein Fragment aus der Mitte des Panzers mit unregelmässiger Stellung der grossen Buckeln . . . . . . . . . . . . . . . . | 49 |
| Fig. 3. | Ein Stück des hinteren rechten Seitenrandes; rechts der Abfall des Seitenrandes mit den flachen, schuppenartigen Buckeln. Die Seitenreihe der grossen Buckeln, die unregelmässige Stellung der zentralen und die kandale Neigung der Spitzen aller Buckeln nach rückwärts (im Bilde unten!) sind deutlich sichtbar. (Siehe hierzu auch Taf. X) | 49 |
| Fig. 4. | Ein kleines Fragment mit abweichend geformten mehr ovalen Buckeln, das vermutlich am Vorderrand des Panzers eingefügt war, falls es nicht vielleicht bei einer durch die punktierte Linie angedeuteten symmetrischen Ausbildung einem Dachstück über dem Schwanz angehörte . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 50 |
| Fig. 5. | Ein einzelner grösserer Buckel. *a* von der Seite, *b* von unten gesehen | 47 |
| Fig. 6. | Ein Stück der Innenfläche des Panzers mit Eindrücken vielleicht von Beckenknochen . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 47 |

---

Alle Stücke sind in natürlicher Grösse gezeichnet, die Originale von Fig. 1, 2, 3 und 6 mussten der Praeparation wegen zerstört werden und liegen nur in freigelegten Negativen, bezw. deren Ausgüssen vor, und befinden sich in der Samlung der kgl. geologischen Anstalt zu Budapest.





Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

5a.

5b.

Fig. 6.



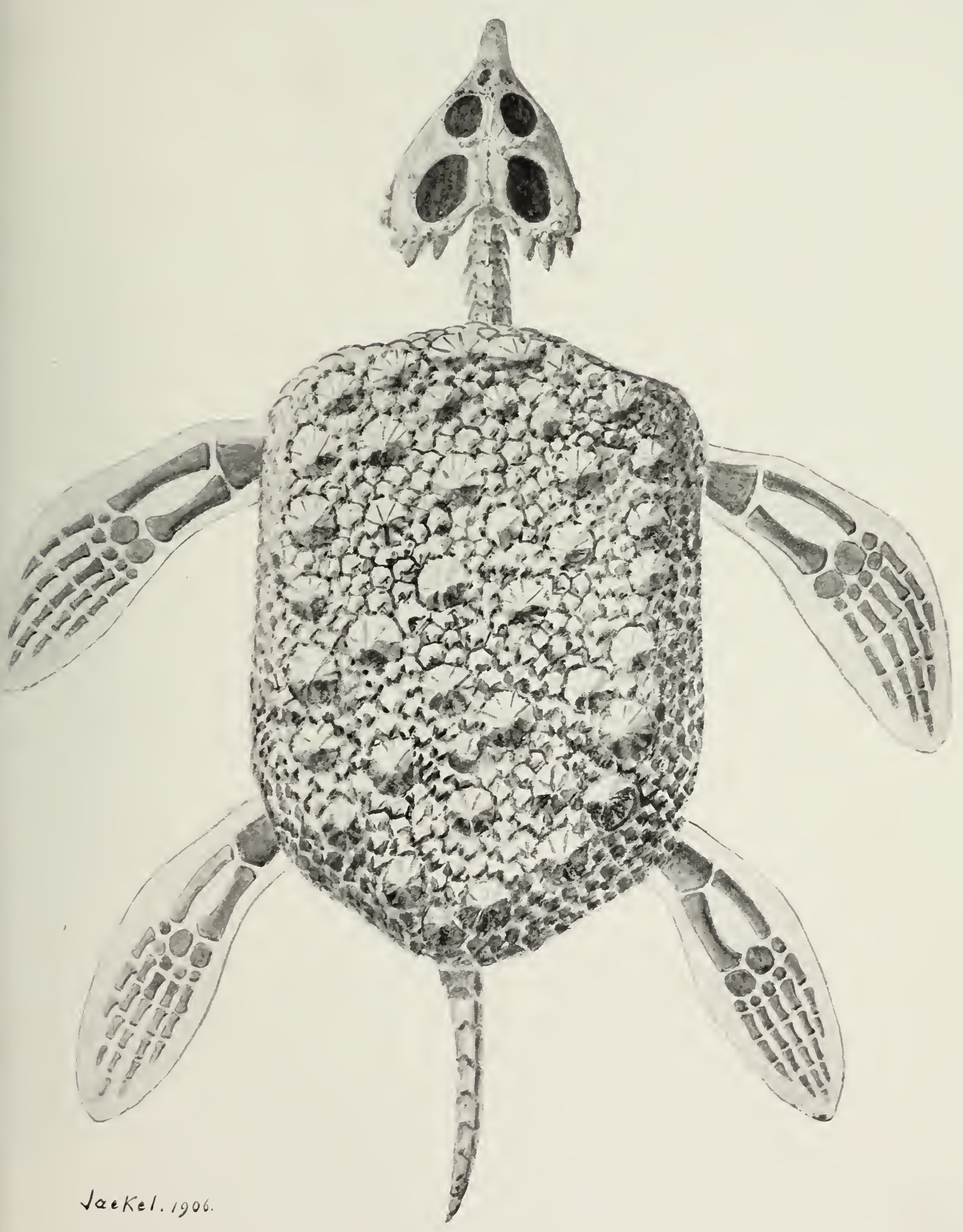
TAFEL X.

## ERKLÄRUNG DER TAFEL X.

Seite

Rekonstruierte Rückenansicht des Skelettes von *Placochelys placodonta*. Der Schädel liegt vollständig (Taf. I) vor, die Halswirbel nur unvollständig (Taf. V und VII). Vom Rückenpanzer sind die Taf. IX abgebildeten und einige noch fragmentärere Stücke zu der Ergänzung verwandt. Vom Schwanz liegen einige Taf. V abgebildete Wirbel vor. Von den Extremitäten sind Humerus und Femur, einige Unterarm- und Unterschenkelknochen und eine Phalange erhalten. Die Anordnung der Phalangen und die der Fusswurzelknochen sind ganz hypothetisch . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 50

Etwa $^1/_4$ natürlicher Grösse.




Druck v. V. Hornyánszky, Budapest.





